Vergleichende Untersuchungen zum akustischen Kommunikationsverhalten und zur Orientierung bei Rattus rattus und Rattus norvegicus

Dissertation

zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

der Fakultät für Biologie
der Eberhard-Karls-Universität Tübingen

vorgelegt von
MARIA-TH. KALTWASSER
aus Rheda-Wiedenbrück

1985

Vergleichende Untersuchungen zum akustischen Kommunikationsverhalten und zur Orientierung bei Rattus rattus und Rattus norvegicus

Dissertation

zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

der Fakultät für Biologie
der Eberhard-Karls-Universität Tübingen

vorgelegt von
MARIA-TH. KALTWASSER
aus Rheda-Wiedenbrück

1985

Tag der mündlichen Prüfung:	25. März 1985
Dekan:	Professor Dr. H.-U. Seitz
1. Berichterstatter:	Professor Dr. H.-U. Schnitzler
2. Berichterstatter:	Professor Dr. K. Schmidt-Koenig

The phenomenon is like a snow-flake; bring it indoors for study and you can degrade it or lose it altogether.

W. J. Smith (1979)

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546522_0054

I N H A L T S V E R Z E I C H N I S Seite

E I N L E I T U N G 1

1. Jungtierverhalten 3
2. Sexualverhalten 6
3. Agonistisches Verhalten 12
4. Orientierungsverhalten 16

M A T E R I A L und M E T H O D E 19

1. Material 20
   1.1. Versuchstiere 20
   1.2. Versuchskäfige 21
      1.2.1. Laborgehege 22
      1.2.2. Große Testarena 23
      1.2.3. Kleine Testarena 23
   1.3. Versuchs- und Auswertapparatur 23
      1.3.1. Arbeiten im Labor 23
         1.3.1.1. Tonaufnahme und Auswertung 25
         1.3.1.2. Bildaufnahme und Auswertung 28
         1.3.1.3. Ton-Bild-Synchronisation 29
      1.3.2. Dressuranlage zur Four alternative forced choice - Sprungdressur 29
      1.3.3. Tonaufnahme in Freiland und Freigehege 32

2. Methode 33
   2.1. Isolierung neugeborener Ratten 33
   2.2. Induktion des Paarungsverhaltens 33
   2.3. Methoden zur Untersuchung des agonistischen Verhaltens 34
      2.3.1. Unbeeinflußte Beobachtung 34
      2.3.2. Resident-Intruder-Test 36
   2.4. Four alternative forced choice - Sprungdressur 37

E R G E B N I S S E 39

1. Postnatale Vokalisation 40
2. Sexualverhalten 44
   2.1. Verhaltensbeschreibung 44
   2.2. Vokalisation 44
      2.2.1. RATTUS RATTUS 44
         2.2.1.1. Charakterisierung der Laute 44
         2.2.1.2. Korrelation Laut - Verhalten 46
      2.2.2. RATTUS NORVEGICUS 46
         2.2.2.1. Charakterisierung der Laute 46
         2.2.2.2. Korrelation Laut - Verhalten 48
         2.2.2.3. Bestimmung des Lautsenders 50
3. Agonistisches Verhalten 54
   3.1. Verhaltensbeobachtungen an RATTUS RATTUS 54
      3.1.1. Verhaltensbeschreibung 54
      3.1.2. Vokalisation 55
         3.1.2.1. Charakterisierung der Laute 55
         3.1.2.2. Korrelation Laut - Verhalten 58
   3.2. Vergleich zwischen RATTUS RATTUS und RATTUS NORVEGICUS 60
      3.2.1. Verhaltensbeschreibung 60
      3.2.2. Korrelation Laut - Verhalten 61
   3.3. Rolle des 22-kHz-Tons 64
      3.3.1. Verhaltensbeschreibung 65
      3.3.2. Korrelation Laut - Verhalten 65
   3.4. Akustische Kommunikation im Freiland 69
4. Orientierungsverhalten 72
   4.1. Orientierungsverhalten bei der Sprungdressur 72
      4.1.1. RATTUS RATTUS 72
      4.1.2. RATTUS NORVEGICUS 72
   4.3. Orientierungsleistung bei der Sprungdressur 72
      4.2.1. Orientierungsleistung ohne Beschallung 72
      4.2.2. Orientierungsleistung mit Beschallung 74

4.3. Vokalisation bei der Sprungdressur 74

4.3.1. Charakterisierung der Laute 74

4.3.2. Verwendbarkeit der Laute zur Echoortung 75

D I S K U S S I O N 81

1. Postnatale Vokalisation 82

2. Sexualverhalten 83

3. Agonistisches Verhalten 85

3.1. Vergleich zwischen RATTUS RATTUS und RATTUS NORVEGICUS 85

3.2. Rolle des 22-kHz-Tons 87

4. Orientierungsverhalten 90

Z U S A M M E N F A S S U N G 93

L I T E R A T U R V E R Z E I C H N I S 96

E I N L E I T U N G

Untersuchungen über die akustische Kommunikation bei Tieren sind oft mit grossen Schwierigkeiten verbunden. Zum einen lassen sich Ergebnisse von Laboruntersuchungen nur begrenzt auf entsprechende natürliche Situationen im Freiland übertragen. Zum anderen kommunizieren Individuen in einem Sozialverband nicht nur akustisch, sondern auch chemisch, mechanisch und optisch. Doch selbst, wenn es gelingt, das Kommunikationsmittel "Lautäusserung" isoliert zu betrachten, bleibt zunächst ungeklärt, ob eine registrierte Lautäusserung die adäquate Antwort auf einen verhaltensauslösenden Reiz darstellt, oder ob sie andersartige, ausserhalb der betreffenden Situation liegende Bedürfnisse des Senders widerspiegelt.

Diesen Einschränkungen unterliegen auch die in der vorliegenden Arbeit dargelegten Untersuchungsergebnisse. Sie wurden in 4 Funktionskreise gegliedert:

1. Jungtierverhalten
2. Sexualverhalten
3. Agonistisches Verhalten
4. Orientierungsverhalten

Wie bereits aus dem Titel der Arbeit hervorgeht, handelt es sich um eine vergleichende Studie zwischen RATTUS RATTUS und RATTUS NORVEGICUS. Beide Arten sind zwar nah miteinander verwandt, besiedeln aber unterschiedliche Lebensräume und haben unterschiedliche Nahrungsgewohnheiten. Während die omnivore Wanderratte (RATTUS NORVEGICUS) feuchte Gebiete bevorzugt, findet man die fruktivore Hausratte (RATTUS RATTUS) in heissen, trockenen Gegenden (Ägypten, Asien), wo Baumkronen als Nistplätze dienen.

Das Lautgebungsverhalten von RATTUS NORVEGICUS ist am Beispiel der Laborratte gut untersucht. Über RATTUS RATTUS liegen bislang keine entsprechenden Daten vor. Die vorliegende Untersuchung verfolgt daher das Ziel, das Lautrepertoire von RATTUS RATTUS vollständig zu erfassen und mit dem von RATTUS NORVEGICUS zu vergleichen. Darüberhinaus wird der Versuch unternommen, eine eindeutige Korrelation zwischen Lautäusserung und Verhalten herzustellen, um so die Kenntnisse über die kommunikative Funktion einzelner Laute zu vertiefen.

1. JUNGTIERVERHALTEN

Myomorphe Nager sind Nesthocker; sie werden nackt, blind und taub geboren. Haarkleid, Gesichtssinn und Hörvermögen entwickeln sich erst im Laufe der ersten Lebenswochen. Die Fähigkeit zur Lautäußerung ist bei allen bisher untersuchten Arten dieser Tiergruppe von Geburt an ausgebildet. Entfernt man Neugeborene aus dem Nest und setzt sie einem Kältereiz aus oder hält sie in der Hand (Handling), so produzieren sie hochfrequente akustische Signale mit einer Intensität von bis zu 82 dB(SPL) (Sales & Smith, 1978). Die Laute sind atmungskorreliert und werden während der Expiration ausgestoßen (Roberts, 1972). Sie treten in Sequenzen mit regelmäßigen Interpulsintervallen auf, die von langen Pausen unterbrochen werden (Roberts, 1972). Die Paramter dieser Lautsequenzen ändern sich im Laufe der postnatalen Entwicklung. Meist endet die Vokalisation ganz, wenn die Jungen voll entwickelt sind.

Bei vielen Arten sind Lautdauer, Pulsrate, Schalldruck, Frequenz, Frequenzmodulation und Bandbreite der Jungtierlaute gut untersucht. Exemplarisch sind in Tab. 1. die bisherigen Ergebnisse für RATTUS NORVEGICUS zusammengetragen. Pulsrate (Anzahl der Laute pro Minute) und Schalldruck nehmen in den ersten beiden Lebenswochen zu und erfahren dann eine allmähliche Abnahme. Die Lautdauer ändert sich nicht während des Untersuchungszeitraums, der meist 21 Tage beträgt.

Die Angaben über die Frequenzentwicklung der Laute sind nicht einheitlich. Während Nitschke et al. (1975) unmittelbar nach der Geburt Lautfrequenzen von maximal 45 kHz messen konnten, fanden Sales & Smith (1978) am ersten Lebenstag Laute mit Maximalfrequenzen von 112 kHz. Bei allen Autoren herrscht Übereinstimmung darin, daß die Lautfrequenz im Lauf der ersten 14 Lebenstage abnimmt. Allerdings differieren die in der 3. Lebenswoche gemessenen Maximalfrequenzen zwischen 35 kHz (Noirot, 1966, 1968; Nitschke et al., 1975) und 100 kHz (Sales & Smith, 1978). Schließlich wurden noch Bandbreite und Frequenzmuster untersucht. Beides nimmt im Laufe der Entwichlung zu.

Laut-parameter	RATTUS NORVEGICUS	Autoren, Jahr
Pulsrate	Zunahme bis Tg 5-10; dann Abnahme	Noirot, 1966;1968
	Zunahme bis Tg 6-8; dann Abnahme Ende Tg.16	Okon, 1971
	Zunahme bis Tg 6-8; dann Abnahme	Allin&Banks, 1971
	Zunahme bis Tg 10; dann Abnahme	Nitschke et al.1975
	Zunahme bis Tg 12 auf 160 L/min; dann Abnahme	Sales&Smith, 1978
Schalldruck	Zunahme bis Tg 15 auf 82 dB(SPL); dann Abnahme	Sales&Smith, 1978
Lautdauer	gleichbleibend: 72 auf 87 ms	Nitschke et al.1975
	gleichbleibend: 8-160 auf 1-170ms	Sales&Smith, 1978
	Abnahme: 55 auf 35 kHz	Noirot, 1966;1968
Frequenz	Abnahme: 45 auf 35 kHz	Nitschke et al.1975
	Abnahme: 45-112 auf 30-100 kHz	Sales&Smith, 1978
Bandbreite	Zunahme	Nitschke et al.1978
	Zunahme: 2-25 auf 1-45 kHz	Sales&Smith, 1978
Frequenz-muster	Leichte Frequ.-Modulation auf schnelle Frequ.-sprünge	Sales&Smith, 1978

Tab. 1.:
Postnatale Vokalisationsentwicklung bei RATTUS NORVEGICUS.

Diese altersabhängigen Veränderungen der Ultraschallaute junger Nager korrelieren mit der Entwicklung der Homoiothermie. Die Neugeborenen sind poikilotherm und damit von der Umgebungstemperatur abhängig. Okon (1970, 1972) und Allin & Banks (1971) untersuchten den Zusammenhang zwischen der Pulsrate von Rattenjungen und der Temperatur, der sie ausgesetzt waren. Bei 2° C vokalisierten die Tiere mit einer deutlich höheren Pulsrate als bei 35 - 40° C. Vom 6.-10. Lebenstag an nahm die Pulsrate bei allen gemessenen Temperaturen ab.

Aufgrund dieser Ergebnisse wurden die Laute als "distress signal" (Nitschke et al., 1975; Stern et al., 1984) bezeichnet

und ihre kommunikative Funktion untersucht. Durch das Vorspielen der Laute neugeborener Ratten konnte bei säugenden Weibchen ein Verlassen des Nests und Suchverhalten in Richtung Schallquelle ausgelöst werden (Allin & Banks, 1972; Bell et al., 1974; Bell & Walton, 1975; Stern et al., 1984). Die Autoren ziehen hieraus den Schluß, daß die Vokalisation der Jungen einen akustischen Reiz für die Mutter darstellt, der Suchverhalten und schließlich das Eintragen der Jungen ins Nest induziert, solange die Fähigkeit zur Thermoregulation und eigenen Fortbewegung bei den Jungtieren noch nicht entwickelt sind.

Die postnatalen Veränderungen von Schalldruck, Frequenz und anderen Parametern der Jungtierlaute sind mit dieser Funktionsbeschreibung sicherlich nicht hinreichend erklärt. Da aber die geschilderten Ergebnisse auf alle bisher untersuchten myomorphen Nager zutreffen (Elwood, 1983), darf man davon ausgehen, daß den akustischen Signalen der Jungen eine für das Überleben der Tiere wichtige Bedeutung zukommt.

Die vorliegende Arbeit verfolgt das Ziel, die Lautentwicklung einer bisher nicht untersuchten Art, RATTUS RATTUS, zu beschreiben, und mit den Daten von RATTUS NORVEGICUS zu vergleichen.

2. SEXUALVERHALTEN

Das Sexualverhalten von Ratten, insbesondere ihr Paarungsverhalten, wurde im Labor wie auch im Freiland gründlich untersucht (Steiniger, 1950; Telle, 1966; Robitaille & Bovet, 1976; Beach, 1976; McClintock & Adler, 1978; Price, 1980). Dabei wurden zwischen RATTUS RATTUS und RATTUS NORVEGICUS bisher keine Unterschiede festgestellt. Im folgenden sei das Verhaltensmuster für beide Arten allgemein skizziert.

Ist ein Weibchen im Oestrus, so zeigt es in Anwesenheit eines Männchens seine Paarungsbereitschaft durch ein charakteristisches Verhalten, das sich aus 3 aufeinanderfolgenden Komponenten zusammensetzt:

In der Annäherungsphase nähert sich das Weibchen dem Männchen in ruckartigen, hüpfenden Bewegungen ("Oestrus-Lauf"). Hat das Weibchen die kritische Individualdistanz zum Männchen unterschritten, so richtet es sich in der Ausrichtungsphase im 90- oder 180°-Winkel vor dem Männchen aus, dabei Kopf und Ohren ruckartig bewegend und gelegentlich heftig mit dem Schwanz schlagend. In der Entfernungsphase entfernt sich das Weibchen vom Männchen im "Oestrus-Lauf".

Dieses Paarungsverhalten des Weibchens löst das Paarungsverhalten des Männchens aus:

Nach einem kurzen Verfolgungslauf kommt es zu einer Serie von Aufsprüngen mit Intromissionen. Die Ejakulation beendet eine solche Intromissionsserie. Die Intromission wird ermöglicht durch die Paarungsstellung des Weibchens, die als Lordosis (Rücken konkav, Schwanz seitlich) bezeichnet wird. Zwischen einer Ejakulation und einer erneuten Intromissionsserie liegt das postejakulatorische Intervall (PEI), bestehend aus absoluter und relativer Refraktärphase. Mehrere solcher Ejakulationsserien (Verfolgung + Intrommissionsserie + Ejakulation + PEI) finden während einer Kopulation statt.

RATTUS lebt in Sozialverbänden ohne Paarbildung. Paarungsbereite Weibchen werden während der Kopulation von mehreren Männchen begattet.

Paarungsphasen		Verhalten ♀	Verhalten ♂	Vokalisation
Komponente	1	Annäherung		50 kHz
	2	Ausrichtung		
	3	Entfernung		
Verfolgung			Verfolgung	
I		Lordosis	Intromission	50 kHz
III			Verfolgung	
I		Lordosis	Intromission	
III			Verfolgung	
I		Lordosis	Intromission	
III			Verfolgung	
E		Lordosis	Ejakulation	
PEI	absolut		Genitalien putzen	22 kHz
	refraktär	Annäherung		
Komponente	1	Annäherung		
	2	Ausrichtung		
	3	Entfernung		

PAARUNG

Intromissionsserie

Ejakulationsserie

Tab.2.:

RATTUS: Paarungsphasen:
I: Intromission; III: Interintromissionsintervall;
E: Ejakulation; PEI: Postejakulatorisches Intervall.

Dieser Handlungsablauf wird von verschiedenen chemischen, optischen, taktilen und akustischen Signalen reguliert und koordiniert. Die Rolle der akustischen Signale ist in den vergangenen Jahren von verschiedenen Autoren untersucht worden.

Postejakulatorische Phase

Barfield und Geyer (1972) fanden einen Laut, den sie den "post-ejaculatory song of the male rat" nannten. Bei diesem Lauttyp handelt es sich um eine Sequenz konstantfrequenter oder leicht frequenzmodulierter Laute von 800 - 1600 ms Dauer. Ihre Frequenz liegt bei 22 kHz. Sie sind kennzeichnend für die absolute Refraktärphase und korrelieren mit dem Atemzyklus des Männchens. Daher gilt das Männchen als Sender der Laute.

Da nach Beobachtungen der Autoren das Weibchen in dieser postejakulatorischen Phase die Nähe zum Männchen meidet und keine Paarungsbereitschaft zeigt, wurde der 22-kHz-Ton als Kontaktabwehrsignal des Männchens interpretiert: Das Paarungsverhalten des Weibchens soll solange gehemmt werden, wie keine erneute Intromission möglich ist. Dieser Hypothese widersprechen Anisko et al (1978) ebenso wie Thomas et al.(1982). Aus den Ergebnissen ihrer Versuche schliessen beide Arbeitsgruppen, dass der 22-kHz-Ton keine Information an das Weibchen beinhaltet, sondern zunächst nur durch den Zustand des Männchens motiviert ist ("state of social withdrawal", Barfield & Geyer, 1972).

Zur Klärung der Funktion dieses Lautes müssen nach der Auffassung von Anisko et al (1978) die folgenden Daten berücksichtigt werden:

- Der 22-kHz-Ton tritt auch während des agonistischen Verhaltens auf. Dort wird ihm die Bedeutung der Aggressionshemmung zugeschrieben.

- Obwohl unter natürlichen Bedingungen mehrere Männchen an einer Paarung beteiligt sind und somit agonistisches Verhalten zu erwarten wäre, bestätigen verschiedene Beobachter (Steiniger, 1950; Barnett, 1958; McClintock et al., 1982) übereinstimmend das Fehlen von agonistischem Verhalten unter den Männchen.

Aus diesen Beobachtungen schliessen die Autoren, dass dem 22-kHz-Ton auch im Sexualverhalten die Funktion der Aggressionshemmung, und zwar unter den Männchen, zukommt und er der Koordinierung der Paarung dient.

Präejakulatorische Phase

Nicht nur die postejakulatorische Phase der Paarung ist von Vokalisation begleitet, sondern auch vor und während der Intromissionen treten akustische Signale auf.

Sales (1972) unterscheidet drei Lauttypen:

1. Kurztonpulse von 3 - 50 ms Dauer mit Frequenzen von 50 - 70 kHz. Solche Laute sind auch für das agonistische Verhalten charakteristisch.

2. Pulsfolgen von 2 - 40 ms dauernden Einzellauten mit Frequenzen zwischen 34 und 120 kHz. Die Einzellaute der Pulsfolgen erscheinen als Teil einer kontinuierlichen frequenzmodulierten Wellenform. Ihre Bandbreite beträgt maximal 70 kHz.

3. Lange Pulse von 100 - 500 ms Dauer mit Frequenzen von 40 - 50 kHz. Die Pulse zeigen innerhalb einer Bandbreite von maximal 5 kHz eine leichte Frequenzdrift. Kennzeichnend für das Pulsende sind Sprünge zu hohen Frequenzen.

Die Lauttypen 2. und 3. bilden in alternierender Folge lange Sequenzen mit Interpulsintervallen von maximal 100 ms. Sales nimmt an, dass diese 3 Lauttypen vorwiegend vom Männchen produziert werden. In Untersuchungen an Mäusen stellte sie fest, dass Paarungen mit weniger paarungsbereiten Weibchen von sehr viel mehr Vokalisation begleitet waren. Sie vermutet deshalb, dass Ultraschall in der präejakulatorischen Phase die Funktion hat, die Paarungsbereitschaft des Weibchens zu erhöhen.

In allen folgenden Untersuchungen wird nicht mehr zwischen den 3 Lauttypen unterschieden, sondern sie werden zusammengefasst als 50-kHz-Vokalisation dem 22-kHz-Ton gegenübergestellt.

Die Sales'sche Hypothese zur Funktion der 50-kHz-Laute wird durch Untersuchungen an kastrierten (McIntosh et al.,1978) und devokalisierten Männchen (Thomas et al.,1981, 1982 a, 1982 b) bestätigt und differenziert. Ausgehend von der Beobachtung, dass kastrierte Männchen keine Paarungslaute produzieren, wurde bei McIntosh et al.die Wirkung solcher Männchen mit und ohne über Lautsprecher eingespielte 50-kHz-Laute auf paarungsbereite Weibchen miteinander verglichen. In Anwesenheit von Ultraschall signalisierte das Weibchen signifikant häufiger und mit kürzerer Latenz Paarungsbereitschaft. Insbesondere wurde die Lordosis-Stellung häufiger eingenommen. Thomas et al.(1981, 1982 a) kommen durch Vergleiche zwischen intakten und devokalisierten Männchen zu einem entgegengesetzten Ergebnis: Die Lordosis-Häufigkeit war von der 50-kHz-Vokalisation unbeeinflusst. Hinsichtlich der vom Weibchen benötigten Zeit, sich dem Männchen anzunähern, differenzieren Thomas et al. zwischen der Latenz nach einer Intromission und dem Zeitraum nach erfolgter Ejakulation. Nach einer Ejakulation kehrte das Weibchen sehr viel eher zum vokalisierenden Männchen zurück als zum devokalisierten Tier. Die Rückkehrlatenz nach Intromissionen, also innerhalb einer Ejakulationsserie, war mit und ohne Vokalisation gleich. Die Autoren schliessen daraus, dass 50-kHz-Vokalisation zu einer Schwellenerniedrigung beim Weibchen führt, d.h. Paarungsbereitschaft wird eher und häufiger angezeigt (Rückkehrlatenz nach Ejakulation). Das zeitliche Muster bis zur Ejakulation (Rückkehrlatenz nach Intromission, Lordosis-Häufigkeit) ist durch akustische Reize nicht beeinflusst.

Der innere Zustand des Senders der 50-kHz-Laute wurde von McIntosh & Barfield (1980) untersucht. Sie verglichen die Vokalisationshäufigkeit vor Aufsprüngen ohne Intromission, mit Intromission und mit Intromission einschliesslich einer Ejakulation miteinander. Unmittelbar vor einer Ejakulation wurde mehr Ultraschall produziert als vor einer Intromission; vor einer Intromission wiederum trat mehr 50-kHz-Vokalisation auf als vor einem einfachen Aufsprung. Die nicht näher untersuchte Hypothese der Autoren lautet: Vorausgesetzt, der Erregungsgrad eines Männchens ist vor einer Ejakulation höher als vor einer Intromission, so ist die Vokalisationshäufigkeit ein Mass für den Erregungszustand (arousal level) des Männchens.

In keiner der vorgenannten Arbeiten wird berücksichtigt, dass es sich bei dem Sender der 50-kHz-Laute nicht ausschliesslich um das Männchen handelt. Bereits Sales (1972a) weist darauf hin, dass auch das Weibchen diese Laute emittiert. Bei Thomas et al.(1981) findet sich der Hinweis, dass auch in Anwesenheit devokalisierter Männchen bzw. nach Entfernen der Männchen aus der Test-Arena schwache 50-kHz-Laute registriert werden konnten. Zur Rolle dieser vom Weibchen produzierten Ultraschallsignale gibt es keine Untersuchungen. Daher ist auch bisher nicht bekannt, ob sie mit den vom Männchen produzierten Lauten identisch sind. Da ausser bei Sales nicht zwischen den 3 Lauttypen (Kurztonpulse, Pulsfolgen, lange Pulse) unterschieden wird, wurde möglicherweise ein wichtiges Unterscheidungskriterium nicht genutzt. Eine Klärung der Frage, welche Bedeutung die Vokalisation des Weibchens für die Koordinierung der Paarungsaktivität von Männchen und Weibchen hat, dürfte zu einer Modifizierung der Funktionsbeschreibung der 50-kHz-Laute führen, da die bisherige Interpretation lediglich das Männchen als Sender berücksichtigt.

Aufgrund der vorstehenden Ueberlegungen verfolgt die vorliegende Untersuchung 3 Ziele:

1. Ueberprüfung der Hypothese, dass die 50-kHz-Vokalisation ein Mass für den Erregtheitsgrad des Männchens ist.

2. Klärung der Rolle der 50-kHz-Vokalisation des Weibchens.

3. Vergleich der Paarungslaute von RATTUS RATTUS und RATTUS NORVEGICUS.

3. AGONISTISCHES VERHALTEN

Untersuchungen zum agonistischen Verhalten - welcher Spezies auch immer - sind erschwert durch die Unschärfe des Begriffs. - Was ist Aggressionsverhalten? - Bei der Durchsicht der relevanten englischsprachigen Literatur fällt auf, dass so verschiedene Begriffe wie "aggression" (Price, 1977) "aggressive intolerance" (Flannelly und Lore, 1975), "territorial aggression" (Corrigan und Flannelly, 1979), "agonistic behavior" (Koolhaas, 1980) gleichwertig und undefiniert nebeneinander stehen. Sie alle beziehen sich auf das gleiche, von Freilandbeobachtungen bekannte und im Labor künstlich auslösbare Verhalten: Die Revierverteidigung.

Ratten sind territoriale Tiere, d.h. innerhalb des Lebensraumes (Habitat) einer Kolonie besetzen ein Individuum, ein Paar oder eine Familie ein Gebiet (Revier, Territorium), von dem dort nicht lebende Ratten vertrieben werden. Revierverteidigung ist nur bei adulten Männchen beobachtet worden. Eine Ausnahme bilden säugende Weibchen, die ihr Nest mit den Jungen gegen Eindringlinge verteidigen (Barnett, 1975[2]).

Bei der Revierverteidigung, ebenso wie bei der Fortpflanzung und beim Nahrungserwerb tritt agonistisches Verhalten auf. Es bezeichnet - in Anlehnung an Tembrock (1978) - alle Verhaltensäusserungen, die durch das Auftreten einer Störgrösse ausgelöst werden. Es setzt sich zusammen aus den Komponenten Angriff und Verteidigung. Ihre Ausprägung variiert je nach Tierart und Umweltbedingungen. Stark vereinfacht ist bei Ratten im Freiland oder Freigehege Angriff durch die Bewegungskoordinationen Annäherung, Drohhaltung, Verfolgung, eventuell Kampf und Hinterbeinstellung charakterisiert. Zur Verteidigung werden im Freiland oder Freigehege Rückzug und Flucht eingesetzt. Unter eingeschränkten Laborbedingungen ohne Fluchtmöglichkeit finden kaum Verfolgungsläufe statt. Das angegriffene Tier verfällt in Reglosigkeit in Form der geduckten Haltung und - im Extremfall - der Rückenlage. (Tab. 3.)

Bei der Revierverteidigung ist der Auslöser für agonistisches Verhalten das Eindringen eines fremden Tieres in ein besetztes

	AGONISTISCHES VERHALTEN						
	Angriff					Verteidigung	
Freiland, Freigehege	Annäherung	Drohhaltung	Verfolgung			Rückzug, Flucht	
Labor	Annäherung	Drohhaltung		Kampf	Hinterbeinstellung	geduckte Haltung	Rückenlage

Tab. 3.:
Komponenten des agonistischen Verhaltens bei Ratten.

Territorium. Es wird im Labor durch sogenannte "Resident-Intruder-Tests" simuliert. In diesen Experimenten lebt ein adultes Männchen (Resident) meist solitär für längere Zeit in einem Versuchskäfig (home cage), bevor ein fremdes, ebenfalls adultes Männchen (Intruder) für die Dauer des Experimentes (5 Minuten bis 24 Stunden) hinzugesetzt wird (Lehman, 1976; Lore und Flannelly, 1977; Thomas et al., 1983). Die Intensität, mit der Resident und Intruder durch agonistische Verhaltensäusserung aufeinander reagieren, hängt von verschiedenen äusseren und inneren Faktoren ab, die in einem Review (Lore et al., 1984) übersichtlich zusammengefasst sind: Besonders hervorzuheben sind hier: Die Arealbeschaffenheit (vorhandene Fluchtmöglichkeit), Grössen- und Altersunterschiede zwischen Resident und Intruder, ihre soziale Vorerfahrung (isoliert aufgezogen oder in Gruppen gehalten) und ihr früherer sozialer Status (bei Gruppenhaltung). Messbare Parameter für die Reaktionsstärke der Kontrahenten sind Häufigkeit, Dauer und Latenz der verschiedenen Elemente des agonistischen Verhaltens.

Eine Kategorisierung der Verhaltenselemente wurde von Grant und Mackintosh (1963) unternommen, um eine Standardisierung der bis dahin völlig uneinheitlichen Nomenklatur zu erreichen und so Ergebnisse verschiedener Autoren an verschiedenen Arten erst vergleichbar zu machen. Dieser Anspruch wurde nur bedingt realisiert, da alle späteren Verhaltensuntersuchungen sich zwar auf das Ethogramm von Grant und Mackintosh (1963) beziehen, dies aber je nach Fragestellung wieder modifizieren (Sales, 1972; Lore et al., 1976; Lehman und Adams, 1977; Price, 1977 u.a.).

In agonistischen Interaktionen sind neben visuellen, taktilen und chemischen besonders auch die akustischen Signale von grosser Bedeutung. Barnett (1969) beschrieb für die Wanderratte und Ewer (1971) für die Hausratte das "Tooth chattering" als ein akustisches Signal, das in fremden, bedrohlich werdenden Situationen, z.B. unmittelbar vor einem Angriff, produziert wird. Es handelt sich um ein extrem kurzes, rhythmisch auftretendes Schallereignis (Bandbreite 0 - 6 kHz). Weiter wird vorwiegend vom Intruder ein harmonisch aufgebauter Laut produziert, der als "scream" (Schrei) ebenfalls für beide Arten von den vorgenannten Autoren beschrieben wurde.

Darüber hinaus wurden lediglich bei der Wanderratte zwei weitere Lauttypen gefunden; Kurztonpulse und Dauertöne (Sewell, 1967; Sales, 1972). Die Kurztonpulse (Dauer 3 - 65 ms, Frequenzbereich 40 bis 70 kHz, Bandbreite 5 - 10 kHz) treten vorwiegend beim Angriffsverhalten auf und korrelieren mit den Kopfbewegungen des angreifenden Tieres. Daher nimmt die Autorin an, dass diese Laute vom Residenten produziert werden und eine hohe aggressive Handlungsbereitschaft signalisieren. Die Dauertöne sind im Kapitel Sexualverhalten bereits beschrieben, wo sie aufgrund ihres Frequenzverlaufs als 22-kHz-Ton bezeichnet werden. Sie bilden lange Sequenzen mit regelmässigen Interpulsintervallen.

Sender des 22-kHz-Tons ist nach Ansicht von Sales (1972) der Intruder, da das Auftreten des Lautes mit den langen Exspirationsphasen des Intruders während und nach der sogenannten "submissive posture" korreliert. Sales stellte fest, dass nach Auftreten des 22-kHz-Tons das Angriffsverhalten des Residenten aufhörte. Die Ultraschallvokalisation hielt dagegen bis zu 20 Minuten nach Kampfende noch an, wobei der Intruder bereits wieder "normalen" Tätigkeiten wie Putzen oder Fressen nachging.

Diese Ergebnisse führten Sales zu der Annahme, dass der 22-kHz-Ton dauerhaft - im Unterschied zur "submissive posture", die nur vorübergehend eingenommen wird - den Status der Unterlegenheit signalisiert. Er würde somit der Etablierung einer festen dominant-submissiven Rangordnung dienen und auf den Residenten eine aggressionsreduzierende Wirkung ausüben.

Sales gewann ihre Erkenntnisse vorwiegend an Laborratten. Die von ihr untersuchten Wildfänge zeigten ebenfalls die "submissive posture" und produzierten 22-kHz-Laute, allerdings mit einer maximalen Dauer von 600 ms. Da im Freiland die "submissive posture" nie beobachtet wurde (Robitaille und Bovet, 1976) ist zu fragen, welchen Stellenwert der 22-kHz-Ton im natürlichen Lebensraum der Tiere hat.

Verschiedene Untersuchungen in den vergangenen Jahren untermauern die Sales'sche Hypothese. Ein Nachweis der kausalen Beziehung zwischen dem 22-kHz-Ton und dem Stoppen des Angriffsverhaltens ist allerdings nicht erbracht. Thomas et al.(1983) unternahmen einen Versuch in diese Richtung. Entsprechend der Ueberlegung, dass ein durch akustische Signale kontrolliertes Verhalten durch das Fehlen der Vokalisation abgeschwächt werden müsste, führten sie Resident-Intruder-Tests mit intakten und devokalisierten Intrudern durch. Sie fanden jedoch keine signifikanten Unterschiede in der Stärke des Angriffsverhaltens zwischen den Experimenten mit intakten Intrudern und solchen mit unilateraler Nervus recurrens-Durchtrennung. Diese Ergebnisse ziehen die aggressionsreduzierende Wirkung des 22-kHz-Tons in Zweifel, so dass erneut die Frage nach der kommunikativen Funktion dieses Signals in der innerartlichen Auseinandersetzung gestellt werden muss.

Die vorliegende Untersuchung verfolgt daher das Ziel, die Ergebnisse von Thomas et al.(1983) zu überprüfen, indem der Effekt einer Nervus recurrens-Durchtrennung auf die Vokalisation aufgezeigt und ferner eine detaillierte Analyse der Verhaltensunterschiede zwischen intakten und devokalisierten Intrudern vorgenommen wird. Darüber hinaus soll die Funktion des 22-kHz-Tons aufgeklärt und seine Bedeutung mit anderen verhaltensbeeinflussenden Signalen des Intruders verglichen werden.

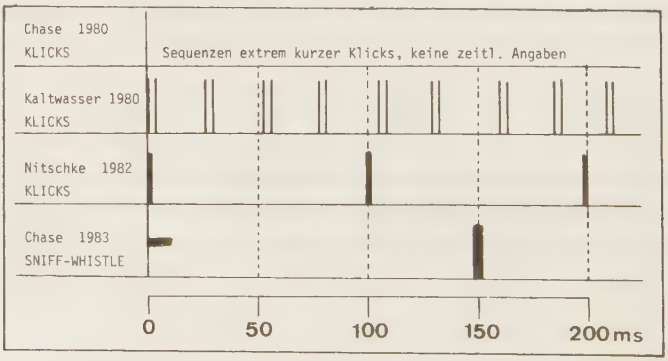
Da bisher keine Untersuchungen zur Vokalisation von RATTUS RATTUS beim agonistischen Verhalten vorliegen, soll anhand von Labor- und Freigehegebeobachtungen ein erster Einblick in das Lautrepertoire dieser Art gegeben werden.

4. ORIENTIERUNGSVERHALTEN

Ratten bedienen sich nicht nur zur Kommunikation mit Artgenossen verschiedener sensorischer Systeme. Auch bei der Orientierung in nächtlicher Umgebung, zur Lokalisation und Identifizierung fremder Objekte spielen die gut entwickelten Sinne Sehen, Riechen, Tasten, Hören und das Ortsgedächtnis eine wichtige Rolle.

Der Anteil des auditorischen Systems an der Zieldetektion wurde in den vergangenen Jahren von einigen Autoren untersucht (Riley und Rosenzweig, 1955; Bell et al., 1971; Chase, 1980; Kaltwasser und Schnitzler, 1981; Nitschke, 1982; Chase, 1983). Sie führten Dressurversuche mit blinden Ratten in einem Y-Labyrinth durch, wobei ein Arm des Labyrinthes durch eine Barriere verschlossen werden konnte. Die Versuchstiere waren in der Lage, den durch die20 cm vom Tier entfernte Barriere verschlossenen Weg zu meiden (Riley und Rosenzweig, 1955; 1957). Bei Beschallung der Versuchstiere mit weißem Rauschen, dessen Intensität 2o dB über dem Grundrauschen lag, sank die Dressurleistung unter den Zufallswert (Bell et al., 1971). Hieraus wurde gefolgert, dass Ratten ein aktives Echoortungssystem besitzen.

Als mögliche Ortungslaute, die zur Detektion eines Hindernisses geeignet wären, wurden verschiedene Signaltypen beschrieben (Tab.4.). Die hohe Variabilität in Bandbreite, Lautdauer und Interpulsintervall bei den vorgeschlagenen Signalen zeigt deutlich, dass noch keine gesicherten (reproduzierbaren) Ergebnisse vorliegen, die die Echoortung bei Ratten nachweisen.



Tab. 4. :

Als Ortungslaute vorgeschlagene Signaltypen.

Um alle übrigen Orientierungsmöglichkeiten ausser der Echoortung auszuschliessen, wurde in der vorliegenden Untersuchung eine Dressur verwendet, die auf dem Prinzip des Lashley-jumping-stand (Lashley, 1938) basierte.

M A T E R I A L U N D M E T H O D E

1. MATERIAL

1.1. Versuchstiere

Herkunft

Die in den Versuchen verwendeten Haus- und Wanderratten stammten aus Freigehegekolonien (zur Beschreibung der Freigehege siehe Kap. 2.3.), die von jeweils einem Pärchen wildgefangener Ratten gegründet worden waren. Das Stammpaar von RATTUS RATTUS war auf den Malediven gefangen worden. Das Stammpaar von RATTUS NORVEGICUS war als einziges von 15 auf einer Mülldeponie gefangenen Ratten nach anhaltenden Territorialkämpfen übriggeblieben. Bei der Übersiedlung von 10 Wanderratten und 15 Hausratten in Laborkäfige bestanden beide Stammkolonien ca. 10 Jahre.

Aus 3 Gründen muss man davon ausgehen, dass das Verhalten der Versuchstiere im Vergleich zur Wildform durch Domestikationseffekte modifiziert war:

1. Durch Fütterung und Handling beim Misten hatten die Tiere regelmässigen Kontakt zum Menschen.
2. Im Freigehege hatten die Tiere keine Möglichkeit, durch Zu- oder Abwanderung die Zusammensetzung der Kolonie zu ändern.
3. Da alle Individuen der Kolonie Nachfahren eines Elternpaares sind, war die Genvariabilität eingeschränkt.

Insgesamt jedoch darf man aufgrund der Herkunft und der ungestörten Haltung beider Geschlechter und aller Altersstufen in Rudeln noch von Wildratten sprechen.

Haltung

Im Labor wurden die Versuchstiere nach Arten getrennt in 2 grossen, aus Stahldraht gefertigten Käfigen (100 x 200 x 120 cm) gehalten, die in der Mitte durch eine Trennwand in jeweils 2 Kompartimente geteilt werden konnten. In der Trennwand war ein verschliessbarer Durchlass. Zu jedem Kompartiment bestand ein

eigener Zugang von aussen. Durch diese Konstruktion brauchten die Tiere beim Misten nicht aus dem Käfig entfernt zu werden, sondern es genügte, sie jeweils in ein Kompartiment zusammenzutreiben.

Zur gezielten Züchtung gleichaltriger, sozial erfahrener oder unerfahrener Tiere wurde jeweils ein Pärchen in Makrolonkäfigen der Grösse IV (33 x 55 x 20 cm) gehalten. Bei Geburt der Jungen wurde das Männchen aus dem Käfig entfernt. Sollten die Jungen keine sozialen Erfahrungen sammeln, so wurden sie nach der Entwöhnung isoliert in Makrolonkäfigen der Grösse III (22 x 37,5 x 15cm) gehalten.

Alle Tiere wurden bei einer Raumtemperatur von 20 $\pm$ 2° C in einem künstlichen Licht-Dunkel-Wechsel von 12:12 Stunden gehalten (Beginn der Dunkelphase 8 Uhr) und mit Pellets (Standard-Rattenfutter) und Leitungswasser gefüttert.

Für die Four alternative forced choice-Sprungdressur wurden 4 Weibchen der Gattung RATTUS RATTUS und 3 Weibchen der Gattung RATTUS NORVEGICUS verwendet. Alle Versuchstiere waren bei Dressurbeginn 90 Tage alt und durch Durchtrennung des Nervus opticus geblendet. Die Erholungsphase von der Operation bis Dressurbeginn betrug 7 Tage. Die Tiere waren vor und während der Dressurphase einem Licht-Dunkel-Wechsel von 12 : 12 Stunden ausgesetzt. Die Dressur erfolgte in den ersten 3 Stunden der Dunkelphase. Wasser war stets vorhanden. Die tägliche Futterration betrug 5 g/100 g Körpergewicht. Bei Dressurbeginn war das Körpergewicht der Versuchstiere auf 80 % ihres Normalgewichtes reduziert. Die Belohnung nach jedem richtigen Sprung bestand aus 3 - 5 Sonnenblumenkernen.

1.2. Versuchskäfige

Für die verschiedenen Versuche wurden Käfige unterschiedlicher Grösse und Ausgestaltung verwendet.

1.2.1. Laborgehege

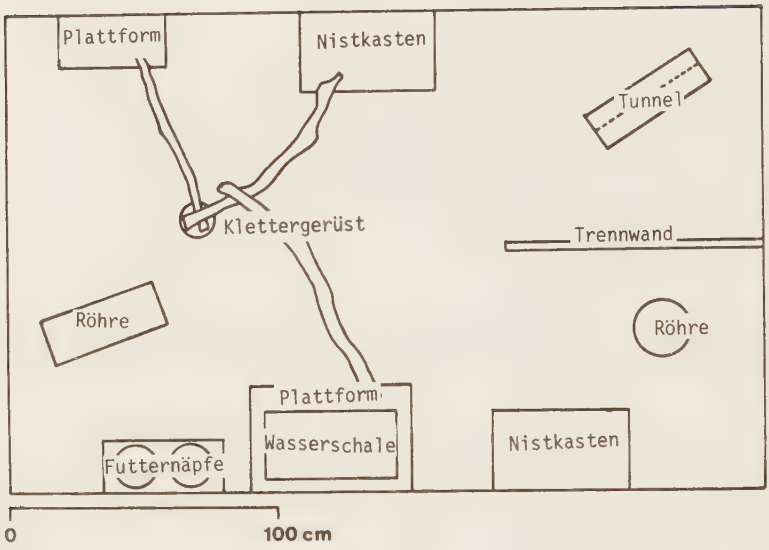


Abb. 1.:
Schematische Darstellung des Laborgeheges.

Das Laborgehege (280 x 180 x 120 cm, Abb. 1.) war aus PVC-beschichteten Spanplatten gebaut und mit einem hochklappbaren Deckel aus Stahldraht (Maschenweite 2,5 cm) verschlossen. Alle Ecken des Geheges waren durch rechtwinklige Metallschienen gegen Annagen gesichert. Der Boden war mit einer 5 cm dicken Schicht aus Torf und Sägespänen bedeckt. Durch eine verschliessbare Öffnung in der Seitenwand konnten Futternäpfe und Wasserschale aufgefüllt werden. Eine im rechten Drittel des Käfigs angebrachte Trennwand schaffte einen Sichtschutz. Als Versteckmöglichkeit waren den Tieren 2 Röhren und ein Tunnel angeboten. Zwei 15 cm hohe Plattformen - auf einer

der beiden befand sich die Wasserschale - boten zusätzlichen Unterschlupf. Als Nistkästen standen 2 an den Seitenwänden befestigte Apfelsinenkisten zur Verfügung. Ein aus Baumästen gebautes Klettergerüst verband die beiden Plattformen mit einem der Nistkästen.

1.2.2. Grosse Testarena

Die grosse Testarena (120 x 60 x 80 cm), in der agonistisches und Sexualverhalten untersucht wurden, war aus PVC-beschichteten Spanplatten gebaut. Eine Breitseite bestand aus einer Glaswand. Die Arena war oben mit einem Drahtgitter verschliessbar. Als Versteckmöglichkeit diente eine 40 cm lange Röhre (Durchmesser 10 cm), die in die Bodenstreu (Holzspäne) eingesenkt war.

1.2.3. Kleine Testarena

Als kleine Testarena, in der agonistisches Verhalten untersucht wurde, wurde ein Glasaquarium (60 x 30 x 40 cm) verwendet, das mit einem Drahtgitter verschlossen wurde. Die Bodenstreu bestand aus Holzspänen.

1.3. Versuchs- und Auswertapparatur

1.3.1. Arbeiten im Labor

Die im folgenden beschriebene Versuchsapparatur (Abb. 2.) wurde mit Ausnahme der Freiland- und Freigehegebeobachtungen für alle durchgeführten Versuche verwendet. Um Verhalten und Vokalisation korrelieren zu können, wurden parallel Video- und Lautaufnahmen gemacht. Mit Hilfe eines eigens entwickelten Synchronisationsgerätes konnten Bild- und Tonfolge einander zugeordnet werden.

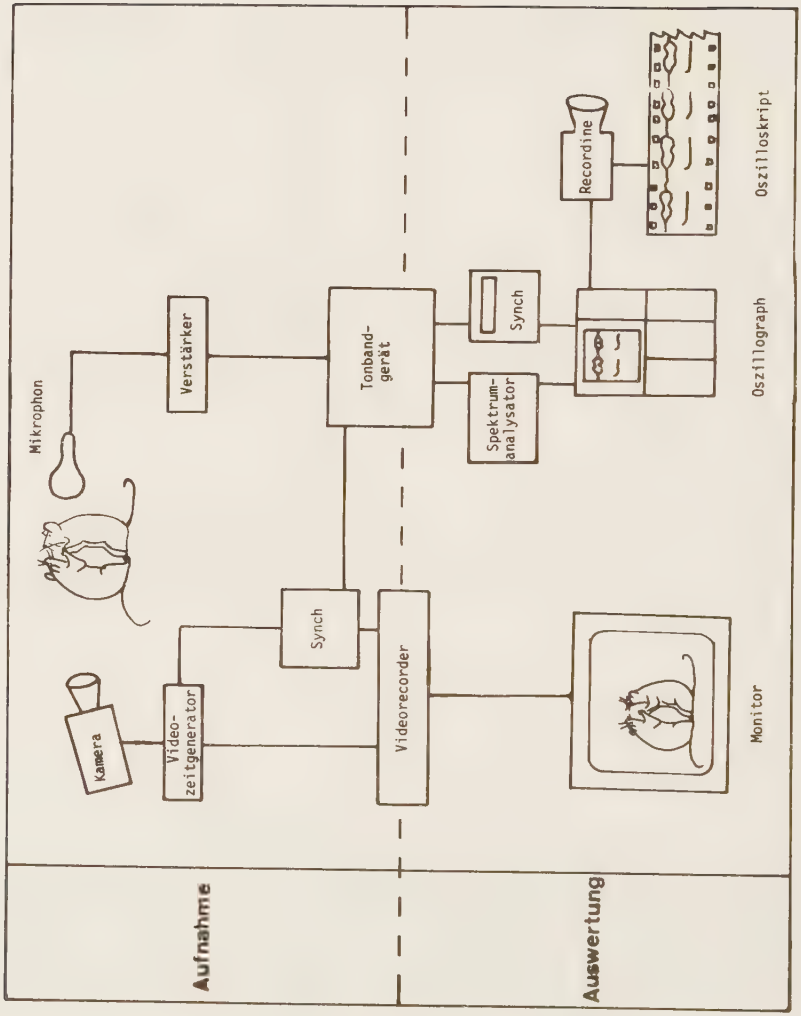


Abb. 2.:
Schema der Versuchs- und Auswertapparatur

Die Versuche fanden in einem mit schalldämmendem Material ausgekleideten Raum statt, der während der Versuchsdurchführung nur mit 4 Infrarotlampen (Fassung: Kindermann, Typ 2669; Glühbirnen: Osram, 25 Watt, rot; Filter: Göttinger Farbfilter, Abbruchkante bei 840 nm) beleuchtet war. Alle für Ton- und Bildaufnahme notwendigen Geräte befanden sich mit Ausnahme von Mikrophon und Kamera ausserhalb des Versuchsraums.

1.3.1.1. Tonaufnahme und Auswertung

Die Rattenlaute wurden mit einem über dem jeweiligen Versuchskäfig angebrachten 1/2" Kondensatormikrophon (Brüel & Kjaer, Typ 4133) aufgenommen, mit einem Vorverstärker (Brüel & Kjaer, Typ 2619) und einem Messverstärker (Brüel & Kjaer, Typ 2608) verstärkt und auf den DC-Kanal eines Hochgeschwindigkeitstonbandgerätes (Sangamo 3500) mit 60 ips aufgezeichnet. Das Mikrophon hatte einen linearen Frequenzgang von 0 - 50 kHz.

Die Aufnahmen wurden über Hinterbandkontrolle mit einem Oszillographen (Tektronix) und Mithörverstärker (Eigenbau) überprüft.

Die Rattenlaute wurden zur Auswertung bei verlangsamter Tonbandgeschwindigkeit bandpassgefiltert (Krohn-Hite, Typ 3550) und in einen Echtzeit-Spektrumanalysator (Ubiquitous UA-500 A, Nicolet Scientific Corporation) eingegeben. Der Analysator schreibt alle 50 ms ein Frequenzspektrum, das sich aus 500 Frequenzpunkten zusammensetzt.

Frequenz- und Zeitauflösung eines zu analysierenden Lautes werden durch die Wahl des Analysebereiches festgelegt. Die Breite des Zeitfensters errechnet sich aus der Anzahl der Auflösungspunkte pro Spektrum (= 500) dividiert durch den eingestellten Analysebereich.

Beispiel: Analysebereich 10 kHz: $\frac{500}{10\,000} = 50$ ms

d.h. je Spektrum wird ein 50 ms langes Lautstück analysiert. Bei einem Analysebereich von 2 kHz beträgt das Zeitfenster

$$\frac{500}{2\,000} = 250 \text{ ms.}$$

Die Frequenzauflösung entspricht dem Reziprokwert der Zeitauflösung.

Beispiel: Analysebereich 10 kHz: $\frac{10\,000}{500} = 20$ Hz

Bei einem Analysebereich von 2 kHz beträgt die Frequenzauflösung

$\frac{2\,000}{500} = 4$ kHz.

Durch die angegebenen Beispiele wird die Beziehung zwischen Frequenz- und Zeitauflösung bei gegebenem Analysebereich deutlich:

Je grösser der Analysebereich ist, desto höher wird die Zeitauflösung und desto geringer wird die Frequenzauflösung.

Terminierung des Analysebereichs verbessert nicht die Frequenzauflösung, sondern es werden bei gleicher Frequenzachse weniger Punkte pro Spektrum geschrieben.

Beispiel: Bei einem Analysebereich von 10 kHz und Terminierung auf 2 kHz werden pro Spektrum nur noch $\frac{10\,000}{500} \times \frac{10}{2} = 100$ Punkte geschrieben. Auch die Zeitauflösung wird durch Terminierung nicht verbessert. Allerdings ändert sich die Neuinformation pro Spektrum:

$$N = \frac{\Delta ts}{\Delta t} \times \frac{F_T}{F_A}$$

N = Neuinformation pro Spektrum

Δts = zeitlicher Abstand der Spektren ohne Terminierung bei der Wiedergabe

Δt = Zeitfenster

F_T = gewählte Terminierung

F_A = gewählter Analysebereich

Beispiel: Bei einem Analysebereich von 5 kHz und Terminierung auf 2,5 kHz beträgt die Neuinformation pro Spektrum

$$N = \frac{500\text{ms}}{100\text{ms}} \times \frac{2{,}5\text{kHz}}{5\text{ kHz}} = 0{,}25 = 25\ \%\ ,$$

d.h. nach 25% des 100 ms langen analysierten Lautstückes wird bereits das nächste Spektrum des nächsten Lautstückes von

100 ms analysiert. Durch diese überlappende Analyse von 75% wird der Frequenzverlauf der analysierten Laute deutlicher sichtbar.

Durch den Verlangsamungsfaktor des Tonbandes wird bei gleicher Frequenz- und Zeitauflösung der Frequenzbereich des analysierten Lautes festgelegt:

$$A_F = V_f \times F_T$$

A_F = Frequenzbereich
V_f = Verlangsamungsfaktor
F_T = Terminierung

Beispiel: Bei einer 8-fach verlangsamten Lautwiedergabe und einem terminierten Analysebereich von 5 kHz beträgt der Frequenzbereich:

$$A_F = 8 \times 5 = 40 \text{ kHz}.$$

Bei einer 16-fach verlangsamten Wiedergabe beträgt der Frequenzbereich: achse bei gleicher Terminierung

$$A_F = 16 \times 5 = 80 \text{ kHz}$$

Der Verlangsamungsfaktor des Tonbandes ebenso wie der Analysebereich wurde je nach Frequenz und Dauer der zu analysierenden Laute variiert:
Im folgenden seien 2 Beispiele angegeben.

1. Dauerton, 22-kHz-Ton, konstantfrequent

1. Dauerton, 22-kHz-Ton, konstantfrequent, 500 ms

Verlangsamungsfaktor 4		Zeitauflösung:	$\frac{50}{4}$ ms
Analysebereich 10 kHz	ergibt	Frequenzauflösung:	80 Hz
Terminierung keine	in Echtzeit:	Frequenzachse:	40 kHz
		Neuinformation pro Spektrum:	100 %

2. Langer Puls, Frequenzsprünge: 56 - 38 - 46 kHz, 100 ms

Verlangsamungsfaktor: 16		Zeitauflösung:	$\frac{100}{16}$ ms
Analysebereich : 5 kHz	ergibt	Frequenzauflösung:	160 Hz
Terminierung: 3,5 kHz	in Echtzeit:	Frequenzachse:	56 kHz
		Neuinformation pro Spektrum:	35 %

Das Echtzeitspektrum und der Amplitudenverlauf der analysierten Laute wurden auf dem Speicherschirm eines Oszillographen dargestellt. Im Echtzeitspektrum ist die Intensität des Signals in der Helligkeit des Oszillographenstrahls kodiert. Parallel dazu wurden Amplituden- und Frequenzzeitverlauf des Signals von einer Oszillographen-Kamera (Recordine) photographiert, wobei das Registrierpapier (Oszilloscript, Agfa-Gevaert) mit variierbarer Geschwindigkeit am stehenden Oszillographenstrahl vorbeibewegt wurde. Die Zeitablenkung des nur vertikal ausgelenkten Signals war somit in der Geschwindigkeit des Registrierpapiers kodiert.

1.3.1.2. Bildaufnahme und Auswertung

Das Verhalten der Ratten wurde mit einer in Horizontal- und Vertikalrichtung schwenkbaren Schwarz-Weiss-Fernsehkamera (Grundig FA 70), die über eine Fernbedienung gesteuert wurde, aufgenommen. Die eingebaute Zusatzverstärkung ermöglichte Bildaufnahmen bei Infrarotlicht ohne zusätzliche Beleuchtung.
Das Videosignal wurde auf einen 1' Videorecorder (Grundig, BK 401) aufgezeichnet. Ein dem Recorder vorgeschalteter Video-Zeit-Generator (FOR.A, Typ VTG-33) zeichnete auf die Bildspur zusätzlich Datum (Monat, Tag) und Zeit (Minute, Sekunde, 1/10 Sekunde, 1/100 Sekunde) auf. Über Hinterbandkontrolle wurden die Aufnahmen auf einem Schwarz-Weiss-Monitor (Grundig) überprüft.

Von den Videoaufnahmen wurden im Slow-motion-Betrieb oder durch Einzelbildanalyse Beobachtungsprotokolle angefertigt. Darin wurden die folgenden Parameter festgehalten:

- Verhalten der Tiere, meist in Sekundenabständen
- Zeitdauer seit Versuchsbeginn
- Szenen- und Bildnummer (s.u.)

Sofern möglich, wurde anhand der Flankenbewegung der Tiere mit einer Stoppuhr ihre Atemfrequenz bestimmt. In Ergänzung der Beobachtungsprotokolle wurden typische Verhaltensäusserungen zeichnerisch festgehalten.

1.3.1.3. Ton-Bild-Synchronisation

Mit Hilfe eines Synchronisationsgerätes (Eigenbau, Dilger) wurde bei der Aufnahme in jedes zweite Videohalbbild eine 6-stellige Codezahl eingeblendet, wobei die ersten beiden Stellen Szenen von 01 bis 10 numerierten und die letzten vier Stellen die Videobilder fortlaufend zählten. Diese 6-stellige Codezahl wurde gleichzeitig in Form eines Binärcodes auf einen FM-Kanal parallel zu den Lautaufnahmen auf Tonband aufgezeichnet.

Bei der Auswertung wurde dieser Tonbandcode durch ein weiteres Synchronisationsgerät (BIT-Synch, Eigenbau, Dilger) in einen Dezimalcode rückübersetzt, der von der Anzeige des Gerätes abzulesen war. Szenen- und Bildnummern wurden parallel zu den Echtzeitspektren und dem Schalldruckverlauf der analysierten Laute mit der Oszillographenkamera auf Registrierpapier (s.o.) aufgenommen.

1.3.2. Dressuranlage zur Four alternative forced choice-Sprungdressur

Die Dressuranlage (Abb. 3 .1.) bestand aus 5 quadratischen Tischen (Grundfläche 35 x 35 cm, Höhe 150 cm), die in der mit schalldämmendem Material ausgekleideten Dressurkammer in der folgenden Weise angeordnet waren: Gegenüber der 4 Kanten des einfüssigen Starttisches standen die 4 Zieltische jeweils in gleichen Abständen von 22 cm zum Starttisch (Abb. 3 2.). Die aus Stahlblech bestehende Tischplatte der Zieltische war so um eine waagerechte Achse schwenkbar, dass sie im nicht fixierten Zustand durch das Gewicht eines auftreffenden Tieres herunterklappen konnte. An der - vom Starttisch aus gesehen - hinteren Kante der Zieltische war eine schwenkbare Metallplatte (35 x 40 cm, Echowand 1) angebracht. Diese konnte in

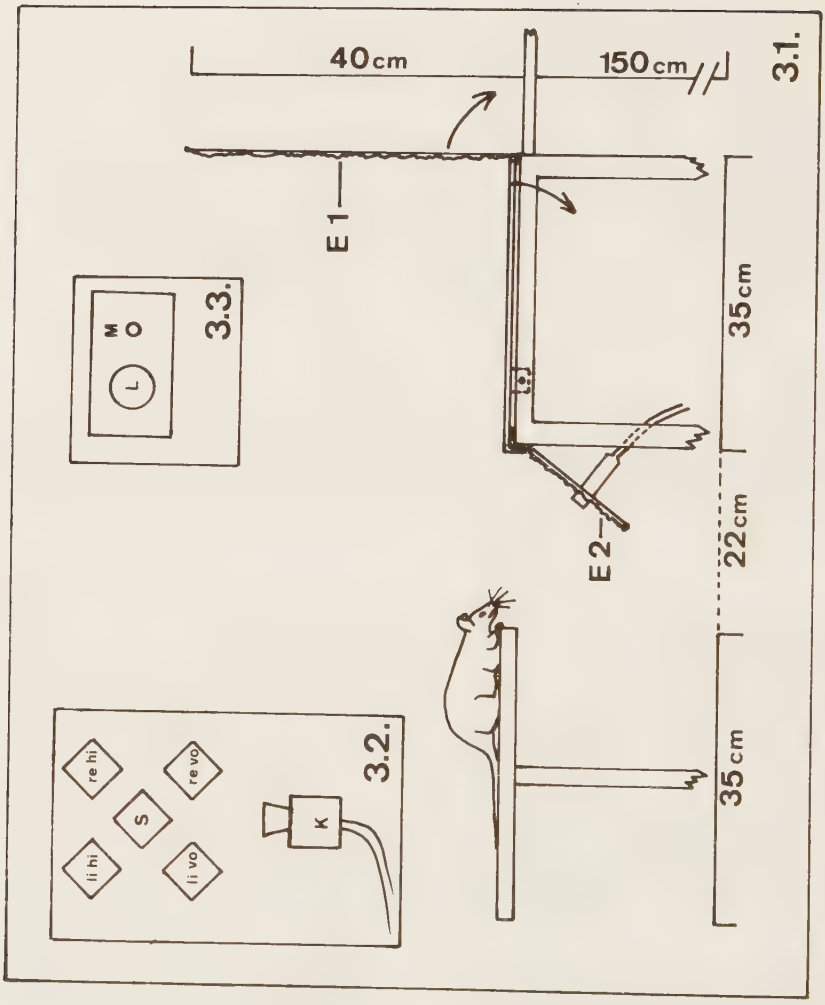


Abb. 3 :

Dressuranlage zur Echoortung:

3 1. Detailskizze von Starttisch und positivem Ziel.
3 2. Aufsicht auf alle Tische und Position der Kamera.
3 3. Frontalansicht von Echowand 2:
E 1: Echowand 1.
E 2: Echowand 2.

senkrechte oder waagerechte Position gebracht werden. Im Verlauf der Dressur wurde an die Vorderkante der Zieltische eine leicht entfernbare Metallplatte (35 x 20 cm, Echowand 2) angebracht. Die Laute eines auf dem Starttisch sitzenden Versuchstieres trafen bei der Orientierung über die Tischkante senkrecht auf dieser Echowand auf. Echowand 1 und 2 waren mit zerknitterter Stanniolfolie bespannt, um möglichst starke Echos in alle Raumrichtungen zu erhalten. Echos von Vorderkante und Beinen der Zieltische waren durch Abdeckung mit schalldämmendem Material unterbunden.

Das Verhalten der Versuchstiere in der Dressuranlage wurde mittels Videokamera und Monitor ausserhalb der Dressurkammer beobachtet. Das zur Lautaufnahme dienende Mikrophon war stets auf das vom Starttisch aus ortende Tier ausgerichtet. Verstärker, Filter und Tonbandgerät befanden sich ebenfalls ausserhalb der Dressurkammer.

In der Abschlussphase der Dressur wurden die Versuchstiere zur Maskierung eventuell produzierter Ortungslaute mit breitbandigem Rauschen (0 - 50 kHz) beschallt. Das Rauschsignal wurde von einem Rauschgenerator (General Radio, Typ 1381) erzeugt und auf 4 Lautsprecher (Durchmesser 8 cm, Leistung 0,4 Watt) übertragen, die an der Vorderseite der Zieltische angebracht waren (pro Zieltisch ein Lautsprecher) (Abb. 3.3.). Die Lautsprecher waren auf den Kopf des ortenden Tieres ausgerichtet. Der am Ohr des Tieres gemessene Maximalschalldruck betrug 65 dB SPL, gemessen mit einem geeichten Mikrophon (Brüel + Kjaer, 1,2" mit Vorverstärker 2619).

Das Summenspektrum des Rauschsignales (gemittelt über 1024 Spektren) zeigte keinen gleichmässigen Schalldruckamplitudenverlauf über den gewählten Frequenzbereich von 0 - 50 kHz. Die höchste Amplitude wurde im Frequenzbereich von 0 - 8 kHz gemessen. Der mittlere Frequenzbereich von 10 - 22 kHz war gegenüber der Maximalamplitude um 26 dB, der obere Frequenzbereich von 25 - 50 kHz um 35 dB abgeschwächt. Bei 10, 17 und 23 kHz wies das Summenspektrum "Einbrüche" mit einer Abschwächung um bis zu 47 dB auf. (Abb. 4.)

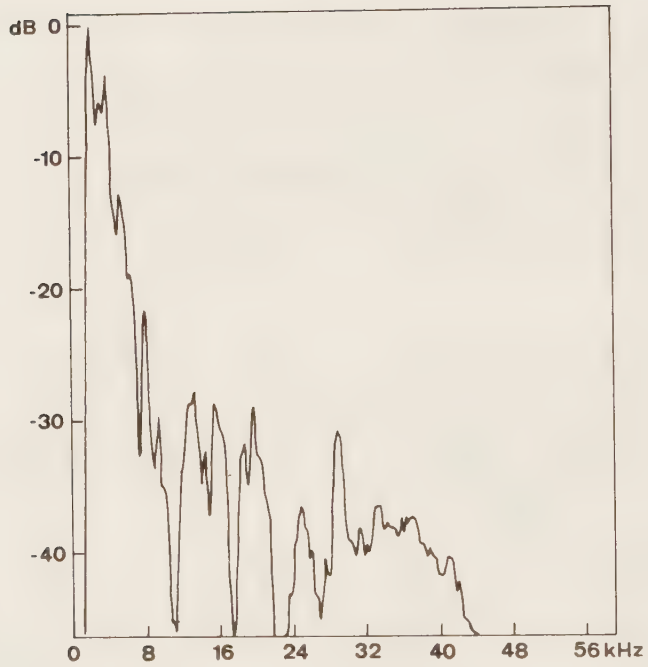


Abb. 4. :
Summenspektrum des Rauschsignals, gemittelt über 1024 Spektren.

1.3.3. Tonaufnahmen in Freiland und Freigehege

Zur Lautaufnahme in Freiland und Freigehege diente eine einfache Ausrüstung, bestehend aus Mikrophon (QMC, mit bat detector, Typ S 100 als Verstärker) und Tonbandgerät (Racal, Store 4 D). Die Aufnahmen wurden mit einer Bandgeschwindigkeit von 30 ips durchgeführt. Durch die Frequenzmischstufe des bat detectors, die Ultraschallaute in den Hörbereich transponiert, war es möglich, Aufnahmen nur dann zu machen, wenn tatsächlich Laute produziert wurden.

2. METHODE

2.1. ISOLIERUNG NEUGEBORENER RATTEN

Zur Untersuchung der Lautentwicklung wurde je ein Wurf von RATTUS RATTUS und RATTUS NORVEGICUS verwendet. Die Jungen wurden zusammen mit ihrer Mutter in Makrolonkäfigen der Größe IV (33 x 55 x 20 cm) bei einem Licht - Dunkel - Wechsel von 12:12 Stunden gehalten. Die Dunkelphase begann um 8 Uhr. Zur Registrierung der akustischen Signale wurden an den Untersuchstagen aus beiden Würfen nacheinander 3 beliebig ausgewählte Junge entnommen und 5 Minuten lang einer Raumtemperatur von 20° C ausgesetzt. Danach erfolgte die Lautaufnahme mit der oben beschriebenen Apparatur bei einer Tonbandgeschwindigkeit von 60 ips. Der Mikrophonabstand zum Tier betrug 10 cm. Die Jungen wurden unmittelbar nach Beendigung der Aufnahmen ins Nest zurückgelegt. Bei der Lautanalyse wurden die Parameter Pulsrate, Lautdauer, Interpulsinterval, Frequenz und Bandbreite berücksichtigt.

2.2. INDUKTION DES PAARUNGSVERHALTENS

Für die Dauer von je 4 Wochen wurden für beide Arten getrennt jeweils 3 Weibchen und 1 Männchen in der grossen Testarena gehalten. In diesem Zeitraum waren sie einem künstlichen Licht-Dunkel-Wechsel von 12:12 Stunden ausgesetzt. Die Dunkelphase begann um 8 Uhr, und die Beobachtungen wurden 1 Stunde nach Beginn der Dunkelphase in unregelmässigen Abständen für die Dauer von 2 Stunden durchgeführt. Futter, Wasser und Nistmaterial war stets in ausreichender Menge vorhanden.

2.3. METHODEN ZUR UNTERSUCHUNG DES AGONISTISCHEN VERHALTENS

2.3.1. Unbeeinflusste Beobachtungen

Um das Verhalten der Ratten unter möglichst natürlichen Bedingungen untersuchen zu können, wurden ausserhalb des Labors im Freiland und im Freigehege und im Labor in einem Laborgehege Beobachtungen mit und ohne Tonaufnahmen durchgeführt.

Freiland

Von Oktober 1983 bis Dezember 1984 wurden in unregelmässigen Abständen Beobachtungen am Komposthaufen im Garten eines Wohnhauses gemacht. Die Geräte zur Lautaufnahme waren in einem nicht weit entfernt gelegenen ausgeräumten Hühnerstall regensicher untergebracht. Das Mikrophon wurde über dem meist benutzten Eingang plaziert. Die Tiere wurden von Einbruch der Dämmerung bis gegen Mitternacht mit Hilfe eines Restlichtverstärkers vom Hühnerstall aus beobachtet.

Freigehege 1

Abb. 5.:
Ansicht von Freigehege 1.

An 5 aufeinanderfolgenden Tagen im Juni 1982 wurden Beobachtungen in einem 100 m^2 grossen Freigehege an RATTUS NORVEGICUS durchgeführt (Abb. 5.) Dieses Gehege liegt auf einem von Bäumen umstandenen hügeligen Gelände, 4 km östlich von Heinsen, einem kleinen Ort in der Nähe von Höxter. Da die Ratten auch bei Tag aktiv waren, wurden sie ohne Tonaufnahmen tagsüber bis zum Einbruch der Dämmerung beobachtet. Hierdurch konnten die Nachtzeiten zur Beobachtung von RATTUS RATTUS im

Freigehege 2

genutzt werden, das in unmittelbarer Nähe zum Freigehege 1 gelegen ist. Da nach eigener Feststellung eine künstliche Beleuchtung die Tiere zu sehr gestört hätte, musste das Mondlicht als Lichtquelle ausreichen. Lautaufnahmen wurden während der gesamten Beobachtungszeit gemacht.

Laborgehege

Um die ausserhalb des Labors gewonnenen Kenntnisse über Verhalten und Vokalisation vor allem von RATTUS RATTUS zu erweitern, wurden intensive Beobachtungen an einem kleinen Rattenrudel im Laborgehege durchgeführt. Die Ausgestaltung des Käfigs sollte den Tieren weitgehend natürliche Lebensbedingungen ermöglichen (Abb. 1.) Futter, Wasser und Nistmaterial wurden stets in ausreichender Menge angeboten. Die Tiere wurden in einem künstlichen Licht-Dunkel-Wechsel von 12 : 12 Stunden gehalten. Während der Dunkelphase, die um 8.00 h begann, wurde der Käfig mit 4 Infrarot-Lampen beleuchtet. Das Mikrophon zur Lautaufnahme war senkrecht über der Käfigmitte angebracht. Die Kamera befand sich in grösstmöglicher Entfernung über dem Käfig. Dennoch konnte mit Hilfe der Videoanlage maximal ein Drittel des Käfigs erfasst werden. Die gesamte Beobachtungs- und Aufnahmeapparatur befand sich ausserhalb des Tierraums. Die Beobachtungen wurden etwa 1 Jahr lang täglich für 1 bis 3 Stunden nach Beginn der Dunkelphase durchgeführt.

2.3.2. Resident-Intruder-Tests

Um das agonistische Verhalten der beiden Rattenarten direkt miteinander vergleichen zu können und um die Rolle des 22-kHz-Tons aufzuklären, wurden insgesamt 18 Resident-Intruder-Tests durchgeführt. Hierzu wurde ein adultes Männchen, Resident (R), 7 Tage in der Testarena gehalten (Wasser und Futter ad libitum, Licht-Dunkel-Wechsel: 12 : 12 Stunden, Beginn der Dunkelphase: 8.00 h), bevor ein ebenfalls adultes Männchen, Intruder (I), hinzugesetzt wurde. Alle Versuche wurden zu Beginn der Dunkelphase durchgeführt und waren in 4 Blöcke eingeteilt:

- Versuchsblock 1: Je 3 Versuche mit RATTUS NORVEGICUS und RATTUS RATTUS in der kleinen Testarena.

- Versuchsblock 2: 4 Versuche in der grossen Testarena (Resident-Intruder-Tests mit Fluchtmöglichkeit).

- Versuchsblock 3: 4 Versuche in der kleinen Testarena (Resident-Intruder-Tests ohne Fluchtmöglichkeit).
- Versuchsblock 4: 4 Versuche in der kleinen Testarena nach bilateraler Nervus recurrens-Durchtrennung beim Intruder (Resident-Intruder-Tests mit devokalisiertem Intruder).

Die Versuchsblöcke 2 - 4 wurden nur mit RATTUS NORVEGICUS durchgeführt. Die Versuchsdauer betrug 30 Minuten. Die Auswertung der Videoaufnahmen erfolgte in Anlehnung an das Ethogramm von Grant und Mackintosh (1963). Es enthielt die folgenden 13 Punkte:

- Erkunden des Käfigs
- Beschnüffeln der Anogenitalregion des anderen
- Beschnüffeln des Rückens des anderen
- Unterkriechen
- Ueberkriechen
- Annäherung
- Drohhaltung
- Kampf
- Hinterpfotenstellung
- Rückenlage
- Geduckte Haltung
- Kopulationsversuch
- Putzverhalten.

Der Resident war stets sozial erfahren und von derselben Spezies wie der Intruder. In Versuchsblock 1 trafen die 3 Intruder auf denselben Resident, in den Versuchsblöcken 2 - 4 wurde für jeden Versuch jeweils ein anderer, sozial erfahrener Resident eingesetzt. Alle 18 Intruder waren seit der Entwöhnung isoliert gehalten und daher naiv. In Versuchsblock 3 wurden die Intruder scheinoperiert, in Versuchsblock 4 wurde ihnen 5 Tage vor Versuchsbeginn bilateral der Nervus recurrens durchtrennt. Das Alter der Residenten variierte zwischen 250 und 400 Tagen, das der Intruder zwischen 100 und 200 Tagen.

Zur statistischen Auswertung der Ergebnisse wurde der zweiseitige T-Test angewendet.

2.4. FOUR ALTERNATIVE FORCED CHOICE - SPRUNGDRESSUR ZUM ORIENTIERUNGSVERHALTEN

Zur Klärung der Frage, ob Ratten ein aktives Echoortungssystem besitzen, wurde eine Four alternative forced choice-Sprungdressur durchgeführt.

Die Versuchstiere sollten lernen, sich für einen der 4 angebotenen Zieltische zu entscheiden. Dieser eine Zieltisch war als positives Ziel so verändert, dass seine akustische Detektion erleichtert wurde. Er unterschied sich von den 3 übrigen Zieltischen durch:

- Senkrechtstellung von Echowand 1,
- in der vorgenannten Weise angebrachte Echowand 2,
- fixierten Zustand der Tischplatte,
- Vorhandensein der Belohnung in Form von Sonnenblumenkernen.

Sprang ein Versuchstier falsch, so erhielt es keine Belohnung und wurde zusätzlich bestraft, indem es durch das Herunterklappen der Tischplatte auf den Boden fiel.

In der Andressurphase wurde mit nur 2 Zieltischen gearbeitet, wobei das negative Ziel 22 cm und das positive 5 cm vom Starttisch entfernt waren. Dieser Abstand wurde schrittweise auf 22 cm erweitert. Hatten die Versuchstiere gelernt, zwischen 2 Zieltischen in voller Distanz zum Starttisch zu unterscheiden, begann die Dressur mit endgültigem Versuchsaufbau, d.h. mit 4 Zieltischen in gleichem Abstand von 22 cm zum Starttisch. Die Aufgabe galt als gelernt, wenn der Prozentsatz richtiger Entscheidungen den Mittelwert zwischen der Zufallsgrenze (25 %) und der 100 %-Marke überschritt (Kannphase erreicht durch Ueberschreiten der 62,5 %-Grenze).

E R G E B N I S S E

1. POSTNATALE VOKALISATION

Die Ergebnisse der Analyse der postnatalen Vokalisation von RATTUS RATTUS und RATTUS NORVEGICUS sind in Abb. 6. dargestellt. Für jeden untersuchten Lautparameter sind pro Untersuchungstag die Mittelwerte von 3 Jungen in die Graphik eingetragen. Zwischen den beiden Rattenarten tritt ein Unterschied deutlich hervor. Während bei RATTUS RATTUS die Vokalisation mit dem Öffnen der Augen am 14. Lebenstag endete, produzierten die Jungen von RATTUS NORVEGICUS noch Laute, als sie am 18. Tag ihre Augen öffneten.

Die Entwicklung der Pulsrate bei RATTUS NORVEGICUS verlief atypisch. Sie erreichte bereits am 3. Tag ihr Maximum mit 248 Lauten pro Minute und zeigte zwischen dem 6. und 14. Tag einen flachen Verlauf. Am 15. Tag konnten nur noch einzelne Pulse mit Interpulsintervalen größer als 1 Minute registriert werden. Bei RATTUS RATTUS erreichte die Pulsrate am 6. Lebenstag ihr Maximum mit 265 Lauten pro Minute und fiel nach dem 11. Tag ab.

Die Frequenzentwicklung begann bei RATTUS NORVEGICUS mit 56 kHz am 1. Tag, unterlag in den ersten beiden Lebenswochen nur leichten Schwankungen und fiel in der 3. Woche unter 40 kHz ab. RATTUS RATTUS zeigte eine gleichmäßige Frequenzabnahme von 58 kHz am ersten Tag auf 38 kHz am 13. Tag.

Die Lautdauer erreichte bei RATTUS NORVEGICUS mit 150 ms am Tag 10 ihr Maximum und fiel von da an leicht ab. Bei RATTUS RATTUS schwankte die Lautdauer von Tag zu Tag, stieg aber insgesamt auf 160 ms am Tag 13 leicht an.

Das Interpulsinterval zeigte bei beiden Arten abnehmende Tendenz. Es war in der ersten Lebenswoche deutlich größer als die Lautdauer. Im Laufe der Entwicklung kehrte sich das Verhältnis Interpulsinterval zu Lautdauer um, so daß vom 13. Tag an die Lautlänge größer war als das Interval zwischen den Lauten.

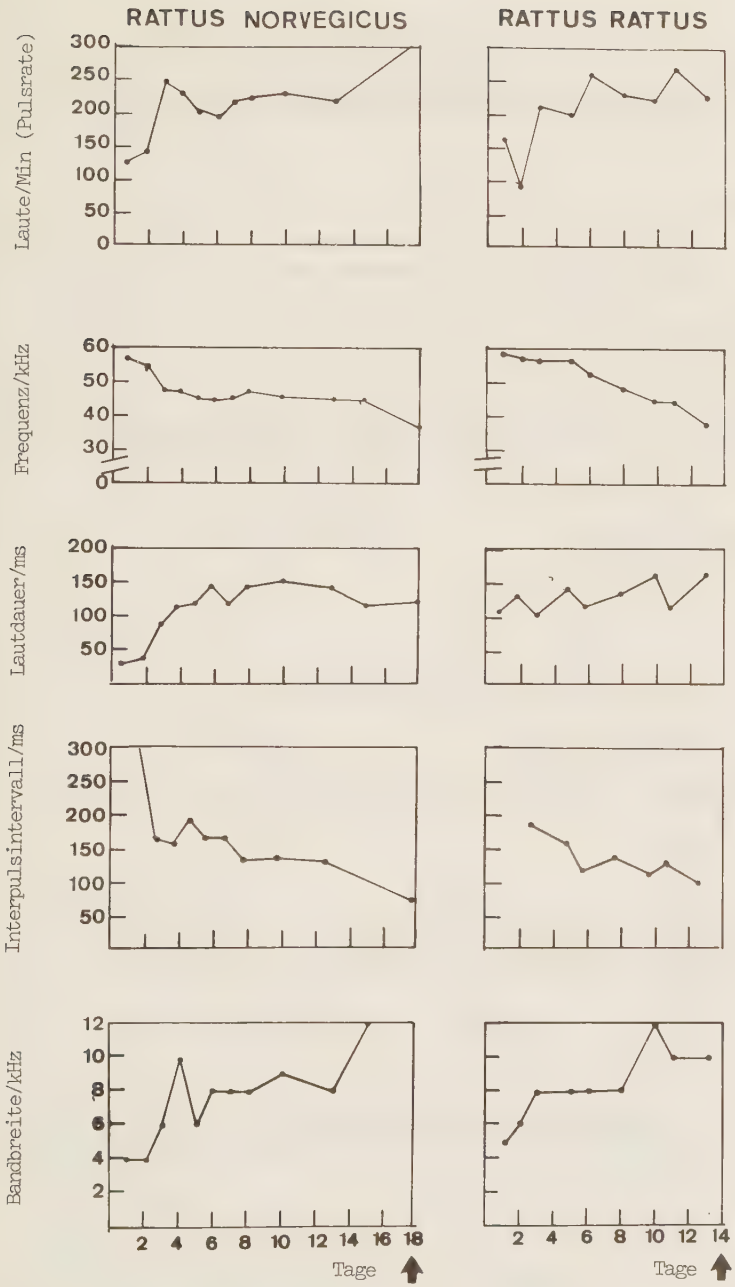


Abb. 6.:

Entwicklung der postnatalen Vokalisation bei RATTUS NORVEGICUS und RATTUS RATTUS. ▲ = Öffnen der Augen.

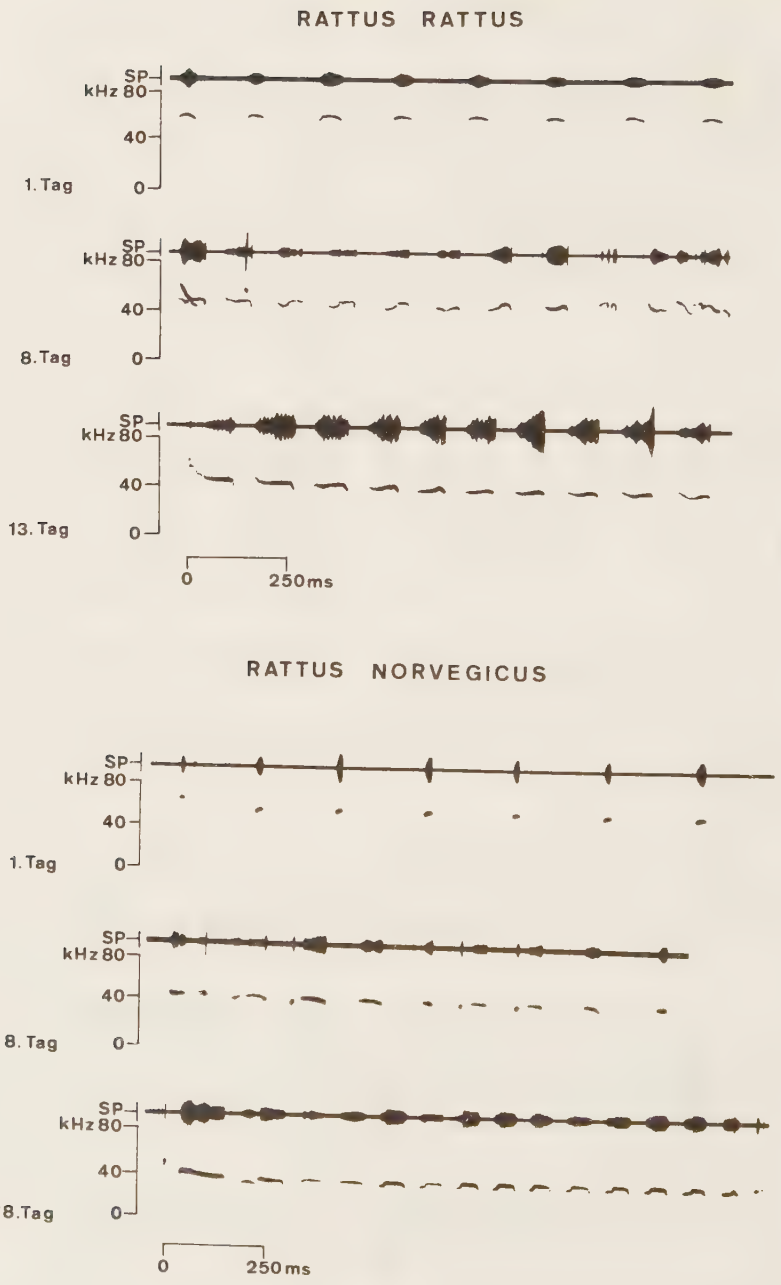


Abb. 7.:
Postnatale Vokalisation bei RATTUS RATTUS und RATTUS NORVEGICUS.

Die Bandbreite vergrößerte sich im Laufe der Entwicklung von 4 kHz bei RATTUS NORVEGICUS und 5 kHz bei RATTUS RATTUS am 1. Tag auf 15 kHz bei RATTUS NORVEGICUS am 15. Tag und 10 kHz bei RATTUS RATTUS am 13. Tag.

Mit dem Öffnen der Augen wiesen die Lautsequenzen bei beiden Arten die Merkmale von Sequenzen adulter Tiere auf:

Der erste Laut der Sequenz war der längste und zeichnete sich durch einen raschen Frequenzabfall am Lautanfang aus; die Interpulsintervale waren kürzer als die Laute selbst; innerhalb einer bestimmten Bandbreite traten leichte Frequenzmodulationen (Bsp. RATTUS RATTUS, Abb. 7.3.) oder Frequenzsprünge (Bsp. RATTUS NORVEGICUS, Abb. 7.3.) auf.

Tab. 5. faßt die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung zusammen.

	RATTUS NORVEGICUS	RATTUS RATTUS
Pulsrate	Maximum Tg 3	Zunahme bis Tg 6-11, Ende: Öffnen der Augen
Lautdauer	Zunahme auf 150ms bis Tg 10, dann Abnahme	Zunahme: 104 auf 158ms
Interpuls-interval	Abnahme: 404 auf 74ms	Abnahme: 524 auf 105ms
Frequenz	Abnahme: 56 auf 36kHz	Abnahme: 58 auf 38kHz
Bandbreite	Zunahme: 4 auf 13 kHz	Zunahme: 5 auf 10 kHz

Tab. 5.:
Postantale Vokalisationsentwicklung bei RATTUS NORVEGICUS und RATTUS RATTUS.

2. SEXUALVERHALTEN

2.1. Verhaltensbeschreibung

Die Beobachtungen ergaben keine nennenswerten Unterschiede zwischen dem Sexualverhalten von RATTUS NORVEGICUS und RATTUS RATTUS, so dass die folgende Darstellung beide Arten repräsentiert:

Die Oestrus-Zyklen der 3 Weibchen, die zusammen mit einem Männchen in der Test-Arena gehalten wurden, waren nicht synchron, so dass sich das Männchen stets mit einem Weibchen paarte. Die beiden übrigen Weibchen verharrten während der gesamten Dauer der Paarung in entfernten Käfigecken. Eine Paarung bestand aus mehreren Ejakulationsserien mit postejakulatorischen Intervallen zwischen 5 und 15 Minuten. Einer Ejakulation gingen durchschnittlich 2 - 3 Intromissionen mit Interintromissionsintervallen (III) von 15 - 40 s voraus.

Beobachtungen an RATTUS NORVEGICUS im Freigehege bestätigen die Berichte von Steiniger (1950) und Barnett (1958), dass ein Weibchen im Oestrus von mehreren Männchen verfolgt wird. Die Verfolgungsläufe, an denen sich 10 - 15 Männchen beteiligten, dauerten lang an und nahmen das gesamte Gehege einschliesslich des Teiches ein (Abb. 5·). Während einer Paarung kamen mehrere Männchen zur Intromission. Bisweilen kam es auch unter den Männchen zu Aufsprüngen, nie jedoch zu agonistischem Verhalten. Die Paarung war beendet, wenn das Weibchen keine Lordosis mehr zeigte, die Männchen durch Tritte mit den Hinterpfoten abwehrte und schliesslich in einen Erdbau verschwand.

2.2. Vokalisation

Obgleich das Repertoire an Paarungslauten von RATTUS RATTUS dem von RATTUS NORVEGICUS durchaus vergleichbar ist, soll es aus Gründen der Uebersichtlichkeit jeweils gesondert behandelt werden.

2.2.1. RATTUS RATTUS

2.2.1.1. Charakterisierung der Laute

Während der Paarung von RATTUS RATTUS traten 3 verschiedene Lauttypen auf, die den bei Sales (1972a) beschriebenen ähnlich sind:

1. Kurztonpulse von 3 - 5 ms Dauer bei einer Frequenz von 60 - 80 kHz. Die Bandbreite betrug maximal 10 kHz. 10 - 20 solcher Kurztöne bildeten eine Sequenz von 80 ms Dauer. (Abb. 8.1.)
2. Pulsfolgen von 8 - 10 ms dauernden Einzelpulsen. Diese wiesen innerhalb einer Bandbreite von 20 kHz Frequenzmodulationen in Form eines umgekehrten U auf. Ihre obere Frequenzgrenze lag bei 70 kHz. (Abb. 8.2.)
3. Dauertöne mit einer Länge von 200 ms bei einer Frequenz von 23 kHz. Diese frequenzkonstanten oder leicht modulierten Laute bildeten Sequenzen mit Interpulsintervallen von 40 ms. Lautanfang und Lautende waren oft gekennzeichnet durch eine kurze und steile abwärts bzw. aufwärts gerichtete Frequenzmodulation. (Abb. 8.3.)

Der Typ des langen Pulses, von Sales (1972) für RATTUS NORVEGICUS beschrieben, wurde nicht registriert.

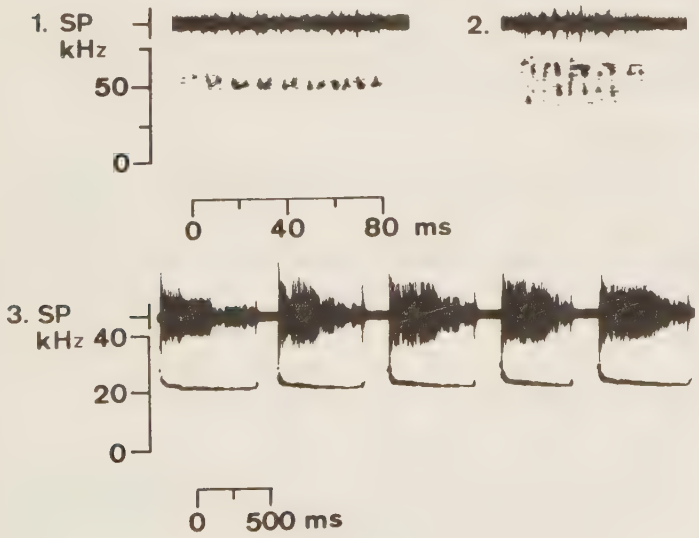


Abb. 8.:
RATTUS RATTUS: Lautrepertoire bei der Paarung:
1. Kurztonpulse.
2. U-förmig modulierte Pulsfolgen.
3. Dauertöne.

2.2.1.2. Korrelation Laut - Verhalten

Da bei der Durchführung dieser Versuche noch kein Synchronisationsgerät zur Verfügung stand, war nur eine grobe Zuordnung der Laute zum Verhalten möglich. Der Zeitraum vor einer Intromission war gekennzeichnet durch das Auftreten von U-förmig modulierten Pulsfolgen mit unregelmässigem IPI. Vereinzelt fanden sich zwischen den Pulsfolgen Sequenzen von Kurztonpulsen. Die registrierten Dauertonsequenzen waren dem postejakulatorischen Intervall zuzurechnen. Sie korrelierten mit der Flankenbewegung des Männchens, das in der ersten Phase des PEI keine Ortsveränderung unternahm. (Abb. 9.)

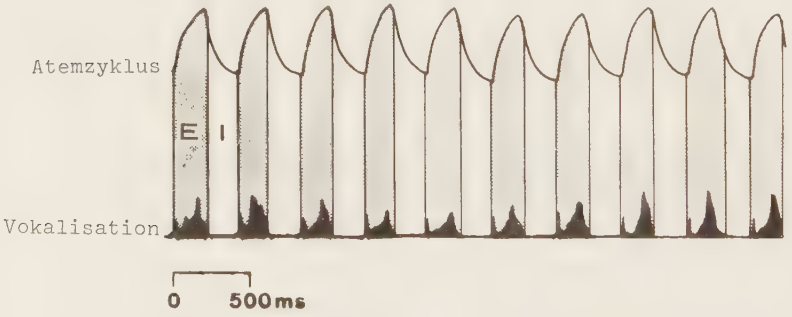


Abb. 9.:
RATTUS RATTUS: Korrelation Atemzyklus-Dauertonsequenzen beim Männchen.
I=Inspiration E=Exspiration

2.2.2. RATTUS NORVEGICUS

2.2.2.1. Charakterisierung der Laute

Die Analyse der während des Paarungsverhaltens registrierten Vokalisation erbrachte das in der Literatur beschriebene Lautrepertoire:

1. Kurztonpulse von 5 - 60 ms Dauer bei einer Frequenz von 50 - 80 kHz. Die Töne zeigten innerhalb einer Bandbreite von 10 kHz entweder leichte auf- und abwärtsgerichtete Frequenzmodulationen. 5 - 15 solcher Kurztöne bildeten eine Sequenz von 90 ms Dauer. (Abb. 10.1.)

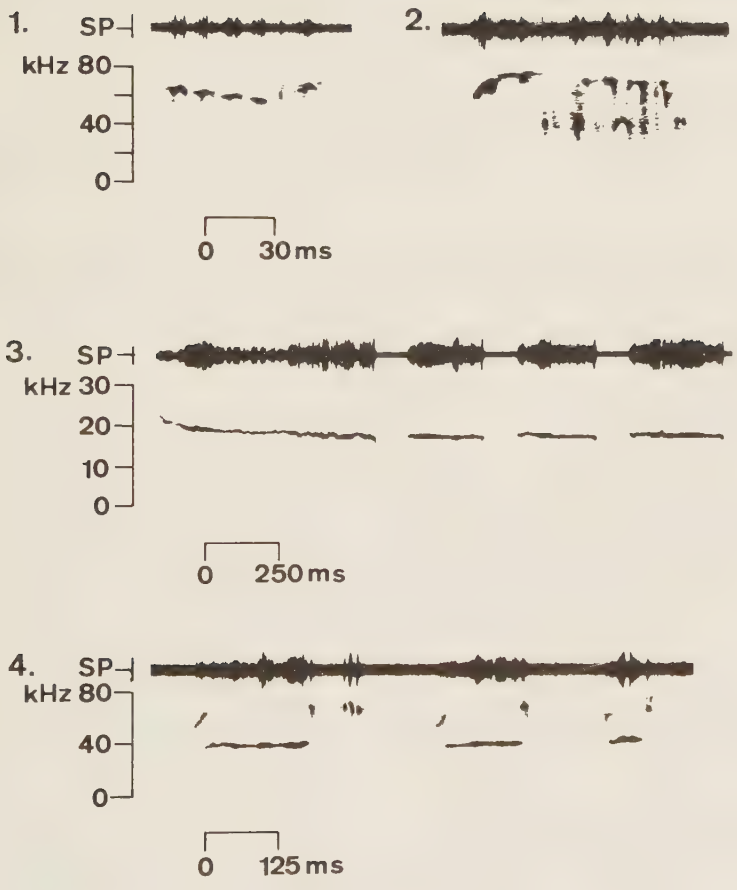


Abb. 10.:

RATTUS NORVEGICUS: Lautrepertoire bei der Paarung:
1. Kurztonpulse.
2. U-förmig modulierte Pulsfolgen.
3. Dauertöne.
4. Lange Pulse.

2. Pulsfolgen von 10 - 12 ms dauernden Einzelpulsen, die auf einer Bandbreite von 20 kHz Frequenzmodulationen in Form eines umgekehrten U aufwiesen. Die obere Frequenzgrenze lag bei 70 kHz. (Abb. 10.2.)

3. Lange Pulse von 30 - 200 ms Dauer mit einem relativ konstanten Frequenzverlauf bei 38 kHz. Lautbeginn ebenso wie Lautende waren begleitet von einem hochfrequenten Kurzton (55 - 64 kHz, Dauer: 20 ms), der nicht mit dem langen Puls überlappte. (Abb. 10.3.)

4. Dauertöne mit einer Länge von 150 - 500 ms und konstantem Frequenzverlauf in einem Bereich von 22 - 26 kHz. Diese Laute bildeten lange Sequenzen mit IPI von 120 ms. (Abb. 10.4.)

2.2.2.2. Korrelation Laut - Verhalten

Während des gesamten Versuchszeitraums wurden 17 Paarungen beobachtet. Da diesem Verhalten ein immer wiederkehrendes, stereotypes Handlungsmuster zugrundeliegt, wurden exemplarisch 3 Paarungen in Bild und Ton aufgezeichnet und detailliert ausgewertet. Für die qualitative Darstellung des akustischen Kommunikationsverhaltens bei der Paarung wurde die Abschlussphase einer Ejakulationsserie ausgewählt. Sie besteht aus den Abschnitten: Interintromissionsintervall (III), Zeitraum unmittelbar vor nächster Intromission, Intromission (mit Ejakulation), postejakulatorisches Intervall (PEI).

Interintromissionsintervall

Wie aus Tab. 6. ersichtlich, zeigte das Weibchen bereits 2 s nach erfolgter Intromission erneut seine Paarungsbereitschaft durch Annäherung und Ausrichtung (Komponente 1. und 2. des Paarungsverhaltens). Das Männchen verharrte in dieser Phase am Ort der Intromission, seine Genitalien putzend. Während des III dominierte der Lauttyp der sinusförmig auf- und abschwingenden Pulsfolgen, die in unregelmässigen Intervallen auftraten. Zwischen diesen Pulsfolgen wurden einzelne Kurztonpulse registriert.

Kopulations-Phasen	Phasen-dauer	Verhalten der Partner	Registrierte Laute (1)
III	15 - 40 s	♀ : Paarungsbereitschaft durch Annäherung und Ausrichtung nach 2 s ♂: Immobilität, Lecken der Genitalien	Pulsfolgen Kurztöne (lange Pulse)
Zeitraum unmittelbar vor I	10 - 20 s	♂: Hinwendereaktion ♀ : Entfernung ♂: Verfolgung	Kurztöne
I mit E	1 s		-
PEI	5 - 15 m	♀ : Dauer 5 m ♂: Dauer 5 - 15 m	Dauertöne
Nach Paarungs-ende		♀ : Paarungsbereitschaft ♂: Abwehr des ♀	Kurztöne Pulsfolgen lange Pulse

Tab.6.:
RATTUS NORVEGICUS: Korrelation Laut - Verhalten in der Abschlussphase der Ejakulationsserie vor Paarungsende.
(1) Der Sender wurde nicht direkt bestimmt.

Zeitraum unmittelbar vor Intromission

Erst nachdem das Männchen in einer Hinwendereaktion zum Weibchen das Ende des III angezeigt hatte, entfernte sich das Weibchen vom Männchen (Komponente 3. des Paarungsverhaltens), wodurch der Verfolgungslauf ausgelöst wurde. In diesen 10 - 20 s vor der Intromission wurden nur Kurztonpulse produziert, die z.T. Sequenzen bildeten. Die Intervalle zwischen solchen Kurztonpulssequenzen betrugen 90 - 150 ms.

Intromission

Die Intromission selbst - mit oder ohne Ejakulation - war nicht von akustischen Signalen begleitet.

Postejakulatorisches Intervall

Das postejakulatorische Intervall dauerte 5 - 15 Minuten. Seine beiden Phasen liessen sich klar unterscheiden. In der absoluten Refraktärphase, charakterisiert durch die Reglosigkeit des Männchens, trat der 22-kHz-Ton in langen, stereotypen Sequenzen auf, während der relativen Refraktärphase fand keine Vokalisation statt.

2.2.2.3. Bestimmung des Lautsenders

Welcher der beiden Partner in den jeweiligen Phasen der Paarung vokalisierte, konnte nur indirekt erschlossen werden.

Da die 22-kHz-Dauertonsequenzen in der postejakulatorischen Phase stets mit dem Atemzyklus des Männchens korrelierten, war das Männchen als Sender anzunehmen. Damit konnten bisherige Ergebnisse anderer Autoren bestätigt werden.

Obgleich für die 50-kHz-Vokalisation in der präejakulatorischen Phase bislang ebenfalls das Männchen als Sender angenommen wurde, liefert eine Analyse des Zeitraums nach Paarungsende einen Hinweis darauf, dass das Weibchen gleichermassen diese Laute aussandte:

Nach mehreren Ejakulationsserien reagierte das Männchen oft nicht mehr auf das Paarungsverhalten des Weibchens. Vielmehr wehrte es durch Abwendereaktionen und Tritte mit den Hinterpfoten die Annäherung des Weibchens ab. Wie Tab. 6. zu entnehmen ist, fanden sich auch nach Beendigung der Paarung noch alle 3 Formen der präejakulatorischen Paarungslaute, und zwar dann, wenn das Weibchen fortgesetzt um weitere Paarungen "warb". Aehnlich den Daten bei Sales (1972a) bildeten die 3 Lauttypen in alternierender Folge lange Sequenzen. (Abb. 11.)

In dieser Situation kehrte das Männchen in charakteristischer Abwendereaktion dem sich annähernden Weibchen immer wieder den Rücken zu und schnupperte in der Bodenstreu, wohingegen das Weibchen

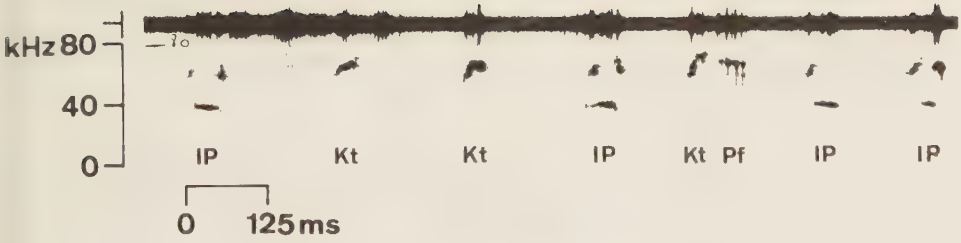


Abb. 11.:
RATTUS NORVEGICUS: Lautsequenz nach Paarungsende.
lP: langer Puls; Kt: Kurztonpuls;
Pf: Pulsfolge.

auf Hinterpfoten verharrte, bevor es erneut den Blitzkontakt zum Männchen suchte (Abb. 12.:). Hierdurch war das Mikrophon näher am Weibchen. Aufgrund der grossen Richtempfindlichkeit des Mikrophons und der im Vergleich zur Vokalisation während der Paarung deutlich erhöhten Intensität der Lautsequenzen kommt als Sender nur das Weibchen in Frage. Das Männchen zeigte keine Paarungsbereitschaft mehr. Unter der Voraussetzung allerdings, dass die 50-kHz-Vokalisation ein Indikator für sexuelle Handlungsbereitschaft ist, kommt das Männchen als Sender nicht in Betracht.

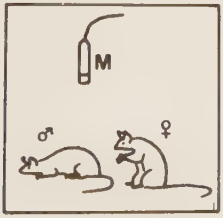


Abb. 12.:
RATTUS NORVEGICUS: Abwendeverhalten des Männchens nach Paarungsende.

Das fortgesetzte Werben des Weibchens trotz fehlender Handlungsbereitschaft beim Männchen dauerte etwa 120 s. In diesem Zeitraum änderte sich das Verhalten des Männchens. (Tab. 7.:) Zeigte es zunächst eine passive Abwehr, indem es dem Weibchen lediglich auswich, so versuchte es nach 50 s aktiv, das Weibchen durch Tritte oder ruckartige Körperdrehungen von sich wegzustossen. Parallel zu

s nach Ende PEI Weibchen	Anzahl Puls-folgen	Anzahl Kurz-töne	Anzahl lange Pulse	Verhältnis Kurztöne/ lange Pulse	Verhältnis Kurztöne/ lange Pulse ∅	Verhalten Männchen
10	-	13	7	2 : 1		
20						passive
30	2	23	3	7 : 1		Abwehr
40	3	17	10	2 : 1	2 : 1	
50	-	13	7	2 : 1		
60	1	3	4	1 : 1		♂ kickt ♀
70	-	1	9	1 : 8		♂ kickt ♀
80	1	5	6	1 : 1		aktive
90						Abwehr
100	2	6	13	1 : 2	1 : 2	
110						♀ entfernt sich
120						♂ wieder eher passive Abwehr

Tab. 7.:
RATTUS NORVEGICUS: Lautaufkommen nach Paarungsende in Intervallen von 10 s.

dieser Verhaltensänderung vollzog sich eine Aenderung im Verhältnis der Lautformen zueinander. Zur Verdeutlichung dieser Aenderung wurde im Abstand von 10 s jeweils für eine Dauer von 5 s die Anzahl der auftretenden Laute ermittelt. Es zeigte sich, dass während der passiven Abwehr die Anzahl der Kurztonpulse gegenüber der der langen Pulse deutlich überwog. Dieses Verhältnis kehrte sich um, als das Männchen zur aktiven Abwehr überging. Besonders deutlich war dieser Effekt, als das Weibchen zum 2. Mal durch einen Tritt weggestossen wurde. Ein hohes Mass an Zurückweisung korrelierte also mit der verstärkten Produktion von langen Pulsen.

Zusammenfassung

RATTUS RATTUS und RATTUS NORVEGICUS produzierten ähnliche Paarungslaute.

Es liessen sich 4 Lauttypen unterscheiden: Kurztonpulse, U-förmig modulierte Pulsfolgen, lange Pulse, Dauertöne. (Der Typ des langen Pulses fehlte bei RATTUS RATTUS.)

Alle Signale mit Ausnahme der Dauertöne wurden auch vom Weibchen produziert.

Das Auftreten des langen Pulses korrelierte mit dem Grad der Zurückweisung, die das Weibchen erfuhr.

3. AGONISTISCHES VERHALTEN

3.1. Verhaltensbeobachtungen an RATTUS RATTUS

3.1.1. Verhaltensbeschreibung

Das im Laborgehege lebende Rattenrudel vermehrte sich gut und zeigte alle den verschiedenen Funktionskreisen angehörenden Verhaltensmuster. Etwa 3 Monate nach Einsetzen der Tiere in das Gehege hatte sich eine stabile Sozialstruktur herausgebildet, bei der das älteste und schwerste Männchen das alpha-Tier darstellte. Es bewegte sich meist solitär im Käfig; vor allem am Fressplatz war während seiner Anwesenheit kein anderes Tier in der Nähe. Die durch Einsetzen eines fremden Individuums ausgelöste Revierverteidigung wurde ausschliesslich von diesem alpha-Tier übernommen, während die übrigen Rudelmitglieder von geschützten Plätzen aus das Geschehen beobachteten. Ein Intruder wurde nie von der Gruppe akzeptiert, sondern meist nach 5 Tagen an exponierter Stelle im Käfig tot aufgefunden. Kannibalismus wurde bei RATTUS RATTUS - im Gegensatz zu RATTUS NORVEGICUS - nie beobachtet.

Nicht nur bei der Revierverteidigung, sondern auch bei Fortpflanzung und Nahrungserwerb konnte agonistisches Verhalten beobachtet werden. Auch im Spielverhalten der Jungtiere traten agonistische Elemente auf. Darüber hinaus wurden - wie zweimal beobachtet - kranke Tiere durch Angriffsverhalten aus der Gruppe ausgeschlossen.

Unabhängig vom Auslöser äusserte sich agonistisches Verhalten stets in der gleichen Weise. Das angreifende Tier näherte sich dem zum vertreibenden an und zeigte die Drohhaltung, woraufhin letzteres davonsprang. Wurde es verfolgt, so suchte es sich dem Verfolger durch einen "zick-zack-artigen" Lauf mit Senkrechtsprüngen und das Verschwinden in einem Deckungsloch zu entziehen. Gelang dies nicht, sondern holte der Verfolger das fliehende Tier ein, kam es zu heftigen Kämpfen, wobei der Verfolgte vorwiegend in Hals und Schulter gebissen wurde. Lang dauernde Phasen in der Hinterpfotenstellung beider Kontrahenten unterbrachen Verfolgung und Kampf. Die Rückenlage wurde nie beobachtet. Beendet wurde der Konflikt durch das Entschwinden des Fliehenden aus dem Sichtfeld des Verfolgers. Da das

Gehege viele Versteckmöglichkeiten bot, trat die geduckte Haltung selten in Erscheinung.

3.1.2. Vokalisation

3.1.2.1. Charakterisierung der Laute

Die Qualität der Lautaufnahmen im Laborgehege war dadurch beeinträchtigt, dass die Grundfläche des Geheges sehr gross (4,5 m^2), die Richtungsempfindlichkeit des Mikrophons aber gleichzeitig sehr hoch war. Im einzelnen wurden die folgenden Lauttypen registriert:

1. Sniffing, ein atmungskorreliertes, breitbandiges Signal (Bandbreite 18 kHz) mit tonalem, harmonisch aufgebautem Lautanteil (1. Harmonische: 4 kHz). (Abb. 13. Rr)

2. Tooth chatter, ein rhythmisches, atonales Breitbandsignal (Bandbreite: 20 - 40 kHz, Dauer 25 ms; IPI: 75 ms). (Abb. 13.2. Rr)

3. Kreischlaut, ein harmonisch aufgebauter (1. Harmonische: 1,3 kHz), leicht frequenzmodulierter Laut von 100 - 500 ms Dauer. (Abb. 13.3. Rr)

4. Kurztonpuls von 50 - 120 ms Dauer bei einer Frequenz von 50 - 60 kHz (Bandbreite max. 5 kHz). (Abb. 13.4. Rr)

5. Dauerton, dessen Frequenzverlauf 3 Variationen aufwies:

   a) konstant 22 kHz,
   b) leichte Modulationen zwischen 22 und 23 kHz,
   c) Frequenzsprünge in einer Bandbreite von 2 kHz.

   Die Lautlänge variierte zwischen 200 und 700, in Extremfällen 1200 ms. Er bildete lange Sequenzen, wobei der erste Laut einer Sequenz meist der längste war und sich durch eine besonder ausgeprägte Abwärtsmodulation am Lautanfang auszeichnete. (Abb. 13.5. Rr)

6. Langer Puls von 70 - 150 ms Dauer mit einem leicht modulierten Frequenzverlauf bei 30 kHz. Lautbeginn ebenso wie Lautende waren begleitet von einem hochfrequenten Kurzton (60 kHz Lautbeginn; 48 kHz Lautende) der nicht mit dem tieferfrequenten Lautanteil überlappte. (Abb. 13.6. Rr)

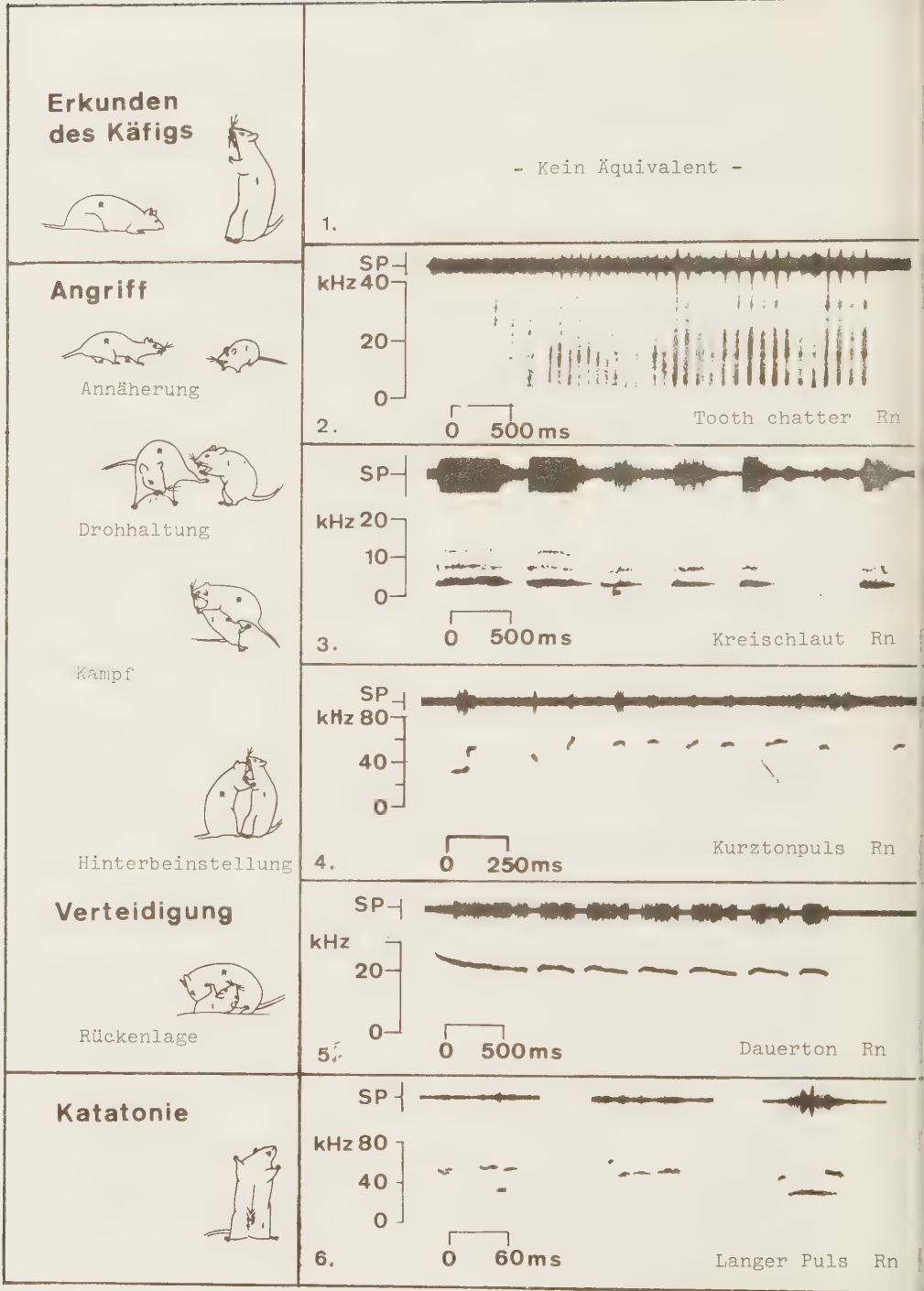
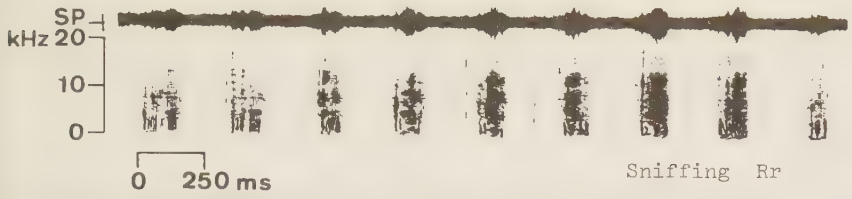
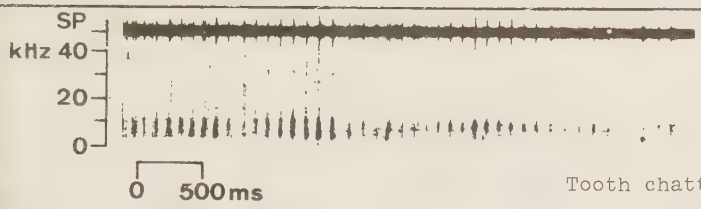


Abb. 13.:
Vokalisation bei agonistischem Verhalten. Rn: RATTUS NORVEGICUS; Rr: RA

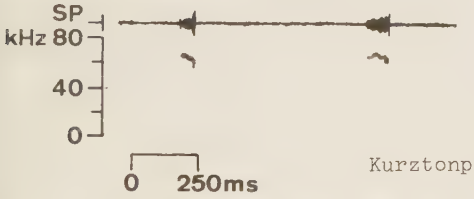


Sniffing Rr

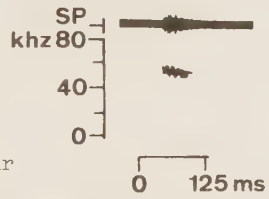


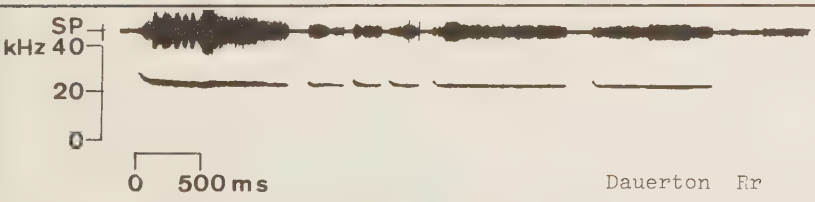
Tooth chatter Rr

Kreischlaut Rr

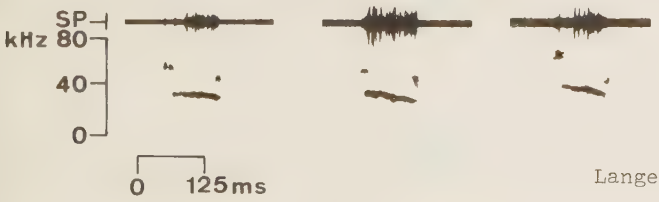


Kurztonpuls Rr





Dauerton Rr



Langer Puls Rr

TUS.

Bei den Lautaufnahmen im Freigehege 2 konnte dieser Lautkatalog nicht vollständig erfasst werden. Es fehlten das Sniffing, der Kurztonpuls und der lange Puls. Hingegen dominierten Dauerton und Kreischlaut. (Abb. 14.)

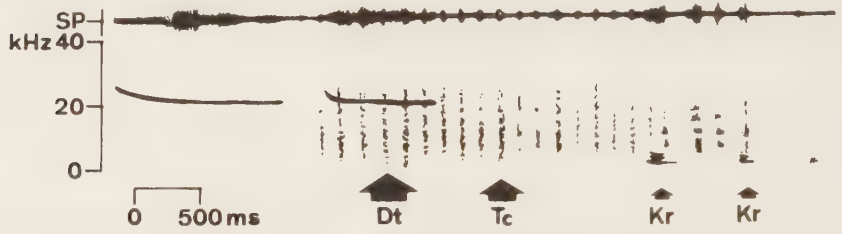


Abb. 14.:
RATTUS RATTUS: Vokalisation im Freigehege: Dauertonsequenz (Dt), Kreischlaut (Kr), Tooth chatter (Tc).

3.1.2.2. Korrelation Laut - Verhalten

Da eine künstliche Beleuchtung im Freigehege die Tiere zu sehr gestört hätte, können nur allgemeine Angaben gemacht werden. Verfolgung und Kämpfe, verbunden mit heftigen Beissereien, konnten oft beobachtet werden. Kreischlaute kennzeichneten dieses Geschehen. Soweit es beobachtet werden konnte, trat der Dauerton oft dann auf, wenn zwei Tiere sich einander annäherten, es aber zu keiner Kampfhandlung kam.

Die Ergebnisse aus dem Laborgehege sind in Tab. 8 zusammengefasst.

VERHALTEN	VOKALISATION
Annäherung Drohhaltung	Tooth chatter, Sniffing Kreischlaut
Verfolgung Flucht	Kurztonpuls, Dauerton langer Puls, Kreischlaut
Kampf	?
Hinterbeinstellung beide	Kurztonpuls Dauerton

Tab. 8.:
RATTUS RATTUS: Korrelation Laut - Verhalten.

Annäherungsphase und anschliessend kurz eingenommene Drohhaltung waren vorwiegend gekennzeichnet durch das Tooth chatter des angreifenden Tieres. Das angegriffene Tier produzierte währenddessen in regelmässiger Folge Kreischlaute, auch ohne körperlichen Kontakt zum Angreifer. Oft war hierdurch jedes weitere Angriffsverhalten gestoppt; die Kontrahenten nahmen ihre ursprünglichen Tätigkeiten wieder auf. Kam es zu Flucht und Verfolgung, so wurden zunächst Kreischlaute registriert. Dauerte die Verfolgung länger an, kamen Dauertöne hinzu; schliesslich wurden auch lange Pulse produziert. Kurztonpulse traten während solcher Verfolgungsläufe immer wieder auf. Vokalisation bei Kämpfen konnte aufgrund zu starker Bewegungsgeräusche nicht nachgewiesen werden. Die Dauertöne während der Hinterbeinstellung zeichneten sich durch grosse Variabilität in Frequenzmodulation und Lautlänge aus.

Da während agonistischer Interaktionen meist nur die Kontrahenten zu sehen waren, konnten "unbeteiligte" Gruppenmitglieder als Sender ausgeschlossen werden. Darüber hinaus können über den Sender der registrierten Laute keine Angaben gemacht werden. Eine eindeutige Untergliederung der akustischen Signale in Angriffs- und Verteidigungslaute konnte nicht vorgenommen werden.

Zusammenfassung

In einem von äusseren Einflüssen weitgehend abgeschirmten Rattenrudel (RATTUS RATTUS) konnte agonistisches Verhalten bei verschiedenen Funktionskreisen beobachtet werden. Die Ausprägung der Verhaltenskomponenten war unabhängig vom Auslöser und von Vokalisation begleitet. 6 verschiedene Lauttypen konnten unterschieden werden. Ueber Sender, Motivation und Funktion der Laute können keine gesicherten Angaben gemacht werden. Die Lautaufnahmen im Freigehege 2 erbrachten zwar nicht den vollständigen Lautkatalog, jedoch waren die registrierten Lauttypen mit denen aus dem Laborgehege identisch. Es dominierten der 22-kHz-Ton und der Kreischlaut.

3.2. Vergleich zwische RATTUS RATTUS und RATTUS NORVEGICUS (Resident-Intruder-Tests, Versuchsblock 1)

3.2.1. Verhaltensbeschreibung

Im allgemeinen Ablauf des agonistischen Verhaltens zeigten beide Arten keine grundlegenden Unterschiede. Von 2 Ausnahmen abgesehen konnten alle im Ethogramm (Seite **36**) enthaltenen Komponenten bei RATTUS RATTUS und bei RATTUS NORVEGICUS beobachtet werden. Unterschiede ergaben sich hinsichtlich der Ausprägung (Latenz, Dauer, Häufigkeit) einzelner Verhaltensäusserungen. Chronologisch sollen im folgenden Unterschiede und Gemeinsamkeiten qualitativ aufgezeigt werden.

Unmittelbar nach Einsetzen des Intruders in den Käfig des Residenten waren bei beiden Arten die gleichen Bewegungsabläufe zu beobachten. Während der Intruder (I) intensives Orientierungsverhalten zeigte (Beschnuppern von Boden und Wänden des Käfigs), beschnüffelte der Resident (R) den Intruder vorwiegend an dessen Rücken, aber auch an seiner Anogenitalregion. Das Ueberkriechen von R über I und auch das Unterkriechen unter den Interaktionspartner war kennzeichnend nur für RATTUS NORVEGICUS. Im Angriffsverhalten zeigten sich die Unterschiede in den folgenden Punkten:

Die Drohhaltung war bei RATTUS RATTUS sehr viel häufiger von Tritten gegen I begleitet als bei RATTUS NORVEGICUS. Die Dauer der Einzelkämpfe war bei RATTUS RATTUS grösser, wobei I sich oft durch Sprünge nach oben zu entziehen versuchte. Kampfverhalten mündete bei beiden Arten meist im Hinterpfotenstand von R und I, und aus dieser Körperhaltung heraus ergab sich oft erneut eine Kampfsituation. In der Hinterpfotenstellung bestand bei RATTUS NORVEGICUS kein Körperkontakt zwischen den Kontrahenten, wohingegen die Vorderpfoten des Residenten von RATTUS RATTUS auf den Schultern des Intruders lagen und die Schnauzen der Tiere sich berührten. Da die Versuche in der kleinen Arena durchgeführt wurden, bestand für I keine Fluchtmöglichkeit, und Verfolgungsläufe wurden nicht beobachtet. Die Rückenlage ("submissive posture"), Hauptkomponente des Verteidigungsverhaltens, wurde von RATTUS RATTUS niemals freiwillig eingenommen oder beibehalten, d.h. I blieb nur solange in dieser Körperhaltung, wie R mit

Vorderpfoten und Oberkörper auf dem Bauch von I verharrte. Die Hälfte bis Dreiviertel der Versuchsdauer blieb bei beiden Arten ohne jeden Körperkontakt zwischen R und I; I verharrte reglos in geduckter Haltung, den Körper dicht an den Boden gedrückt oder auf Hinterpfoten an die Käfigwand gepresst. Kopulationsversuche wurden sehr selten beobachtet, wohingegen das Putzverhalten vor allem zu Beginn des Versuchs besonders von RATTUS NORVEGICUS gezeigt wurde.

Nicht zum agonistischen Verhalten zählt eine Körperhaltung, die als Katatonie bezeichnet wird. Das Tier verfällt dabei in eine Körperstarre, meist auf Hinterpfoten stehend oder sich mit den Vorderpfoten an einen Gegenstand (Käfigwand oder -deckel) festkrallend. Diese Stellung wird solange beibehalten, bis die Körpermuskulatur erschlafft und das Tier in sich zusammensackt. Dieses Verhalten war typisch für I von RATTUS RATTUS gegen Versuchsende. Begleitet von heftigen Kopfbewegungen und einer arhythmischen, spastischen Atmung scharrte das Tier dabei in einer Vorstufe zur Katatonie mit den Vorderpfoten an der glatten Käfigwand, als ob es einen Halt oder Fluchtweg nach oben suchte. Während der hier beschriebenen Versuche konnte die Katatonie bei RATTUS NORVEGICUS nicht beobachtet werden. In früheren Experimenten allerdings konnte sie durch akustische Reize (lautes Fingerschnippen, laute Kreischtöne) oder durch eine geringe räumliche Distanz zu einem säugenden Weibchen mit ihren Jungen ausgelöst werden.

3.2.2. Korrelation Laut - Verhalten

In allen Versuchen konnten akustische Signale registriert werden. Das Lautgebungsverhalten von RATTUS RATTUS in den Resident-Intruder-Tests bestätigt und differenziert die Ergebnisse aus dem Laborgehege. Das akustische Kommunikationsverhalten von RATTUS NORVEGICUS stimmt mit den Daten der Literatur überein (Sales, 1972; Lore et al.,1976; Takahashi et al.,1983 u.a.). Die registrierten Lauttypen sind in Abb.13. dargestellt und in Tab. 9. mit dem beobachteten Verhalten korreliert. Wie aus Tab. 9. ersichtlich, waren nicht alle beobachteten Verhaltensäusserungen durch Vokalisation charakterisiert. So konnten in den nicht zum eigentlichen agonistischen Verhalten zählenden Bewegungskoordinationen wie Beschnüffeln

VERHALTEN	VOKALISATION			
	RATTUS NORVEGICUS	Sender	RATTUS RATTUS	Sender
Erkunden des Käfigs	Sniffing	I	Sniffing	I
Beschnüffeln Anogenitalien	?		?	
Beschnüffeln Rücken	Kurztonpuls		Kurztonpuls	
Unterkriechen	?		(nicht beobachtet)	
Ueberkriechen	Kurztonpuls		(nicht beobachtet)	
ANGRIFF:				
Annäherung	Kurztonpuls (Tooth chatter)		Tooth chatter (Kurztonpuls)	
Drohhaltung	Kurztonpuls (Kreischlaut)		Kreischlaut (Kurztonpuls)	I
Kampf	?		?	
Hinterbeinstellung	Kurztonpuls		Kurztonpuls Dauerton	
VERTEIDIGUNG:				
geduckte Haltung	Dauerton	I	Dauerton	I
Rückenlage	Dauerton		Dauerton	
Kopulations-Versuch	?		?	
Putzverhalten	-		-	
Katatonie	langer Puls		langer Puls	

Tab. 9. Korrelation Laut - Verhalten bei Resident-Intruder-Tests.

der Anogenitalregion, Unterkriechen und Kopulationsversuche keine Laute registriert werden. Die Fragezeichen in Tabelle 9. deuten an, dass nicht geklärt werden konnte, ob die hier geschilderten Ergebnisse allgemeine Gültigkeit besitzen. Ob während des Kampfverhaltens akustische Signale produziert wurden, konnte deshalb nicht entschieden werden, weil sie durch extrem laute Bewegungsgeräusche der Tiere maskiert worden wären.

Offen bleiben muss in den meisten Fällen auch die Frage nach dem Sender der Laute. Nur da, wo eine gute Korrelation zwischen Atemfrequenz und Lautabstand möglich war, konnte auf das vokalisierende Tier geschlossen werden.

Insgesamt zeigten beide Arten ein sehr ähnliches Lautgebungsverhalten. Neben dem Kurztonpuls bediente sich RATTUS RATTUS in der Annäherungsphase noch eines tieffrequenten Signals, dem Tooth chatter. Bei RATTUS NORVEGICUS trat es in dieser Situation selten auf. Ebenfalls typisch für RATTUS RATTUS war der Kreischlaut, der von I auch ohne Körperkontakt zu R produziert wurde. Bei RATTUS NORVEGICUS war dieser Laut ein echter "Schmerzschrei", da er nur zu hören war, wenn I heftige Bisse hinnehmen musste.

Zusammenfassung

Das agonistische Verhalten von RATTUS RATTUS und RATTUS NORVEGICUS zeigte in Verhalten und Vokalisation grosse Aehnlichkeit. Den einzelnen Phasen waren spezifische Lauttypen zuzuordnen. So konnte als "Charakterlaut" des Angriffsverhaltens bei RATTUS NORVEGICUS der Kurztonpuls und bei RATTUS RATTUS zusätzlich das Tooth chatter gelten; kennzeichnend für das Verteidigungsverhalten war bei beiden Arten der Dauerton.

3.3. Rolle des 22-kHz-Tons
(Versuchsblöcke 2 - 4)

Die Ergebnisse der Versuchsblöcke 2 (I mit Fluchtmöglichkeit), 3 (I ohne Fluchtmöglichkeit) und 4 (I devokalisiert) sind in Tab. 10. zusammengefasst. Bei jeweils einem Versuch aus den 3 Versuchsblöcken konnte kein Angriffsverhalten festgestellt werden. Daher basieren die Daten in der Tabelle auf jeweils 3 Versuchen pro Versuchsblock.

Durchschnittliche Dauer aggressiver und defensiver Verhaltenskomponenten/ s							
INTRUDER	ANGRIFF (1)	EINZEL-KAMPF	GEDUCKTE HALTUNG	RUECKEN-LAGE	LATENZ (3) 22-kHz-TON	SUBM. POST	22-kHz-TON
VERSUCHSBLOCK 2 (I) MIT FLUCHT-MOEGLICHKEIT	126	5,1	974 (2)	7	Jeweils nur eins von beiden trat auf.		750
VERSUCHSBLOCK 3 (II) OHNE FLUCHT-MOEGLICHKEIT	146	10,26	1270	16,3	276	400	1365
VERSUCHSBLOCK 4 (III) OHNE FLUCHT-MOEGLICHKEIT UND DEVOKA-LISIERT	200	10,2	1178	480	(-)	460	(-)
	ns	I-II: p<0,05	ns	II-III: p<0,01		I-II: p<0,05	II-III: p<0,05

(1) Angriff = Annäherung + Drohhaltung + Kampf + Hinterbeinstellung.
n = 3; T-Test. (2) = Aufenthalt im Tunnel. Testdauer (TD): 1800 s.
(3) Gemessen von Versuchsbeginn an.

Tab. 10.:
Durchschnittliche Dauer aggressiver und defensiver Verhaltenskomponenten. Angaben in Sekunden.

3.3.1. Verhaltensbeschreibung

Das Angriffsverhalten von R (Annäherung, Drohhaltung, Kampf, Hinterpfotenstellung) war in den 3 Versuchsblöcken nicht signifikant unterschiedlich. Dennoch ist die Tendenz steigender Aggression von R bei zunehmender Eingeschränktheit von I erkennbar (Angriff: 126 s mit Fluchtmöglichkeit, 146 s ohne Fluchtmöglichkeit, 200 s I devokalisiert). Die Dauer eines Einzelkampfes war in den Versuchen ohne Fluchtmöglichkeit (Versuchsblöcke 3 und 4) doppelt so hoch wie im Versuchsblock mit Fluchtmöglichkeit ($p < 0,05$). Vor und nach Nervus recurrens-Sektion war die Kampfdauer bei nicht vorhandener Fluchtmöglichkeit gleich.

Im Verteidigungsverhalten von I ergab sich ein deutlicher Unterschied: Devokalisierte Intruder verharrten signifikant länger in der Rückenlage als intakte Intruder ($p < 0,01$). Diese Körperhaltung wurde von den devokalisierten Intrudern vorwiegend in den letzten 8 bis 10 Minuten der Testdauer eingenommen und in zwei Versuchen nicht mehr aufgegeben. Der Zeitraum, den I in geduckter Haltung verbrachte, war in den 3 Versuchsblöcken gleich. Dabei wurde in den Versuchen mit Fluchtmöglichkeit der Aufenthalt von I im Tunnel zur Auswertung mit herangezogen.

In den Versuchen, in denen kein Angriffsverhalten festgestellt werden konnte (je einer pro Versuchsblock) hatten Resident und Intruder annähernd gleiches Körpergewicht und gleiche Körpergrösse. Ihr Altersunterschied betrug lediglich 30 Tage. R zeigte anstelle von Drohhaltung und Kampf ebenso wie I Verteidigungsverhalten. Beide Tiere verharrten zu 75 % der Testdauer in geduckter Haltung mit der grösstmöglichen Distanz zueinander. Selten kam es zu einem Körperkontakt in Form des Unterkriechens.

3.3.2. Korrelation Verhalten - Vokalisation

Intakte Intruder produzierten den 22-kHz-Ton, und zwar in der geduckten Haltung, in und nach der Rückenlage. Bei den Versuchen mit vorhandener Fluchtmöglichkeit konnte der 22-kHz-Ton nicht immer registriert werden. Vielmehr trat pro Versuch entweder der 22-kHz-Ton oder die Rückenlage auf. Fehlte die Fluchtmöglichkeit, wurde Verhalten

und Vokalisation immer kombiniert geäussert. Aus der Latenz bis zum Auftreten des 22-kHz-Tons bzw. der Rückenlage (276 s/400 s) ist ersichtlich, dass zunächst das akustische und später erst das visuell wahrnehmbare Signal eingesetzt wurde. Während die Rückenlage sehr selten eingenommen wurde (7 s mit Fluchtmöglichkeit; 16,3 s ohne Fluchtmöglichkeit), war die Vokalisation prominentes Kennzeichen der Versuche (750 s mit Fluchtmöglichkeit; 1365 s ohne Fluchtmöglichkeit).

In den Versuchen mit devokalisierten Intrudern konnte kein 22-kHz-Ton mehr registriert werden. Dennoch waren diese Intruder nicht stumm. Vielmehr traten als nicht vermeidbare Nebenwirkung des operativen Eingriffs pfeifende Atemgeräusche auf, die in der Humanmedizin als inspiratorischer Stridor bezeichnet werden (Becker et al.,1983). (Abb. 15., 16.1.) Diese Laute waren harmonisch aufgebaut mit der 1. Harmonischen bei 400 - 600 kHz. Aus dem Lautabstand (Lautlänge + IPI)

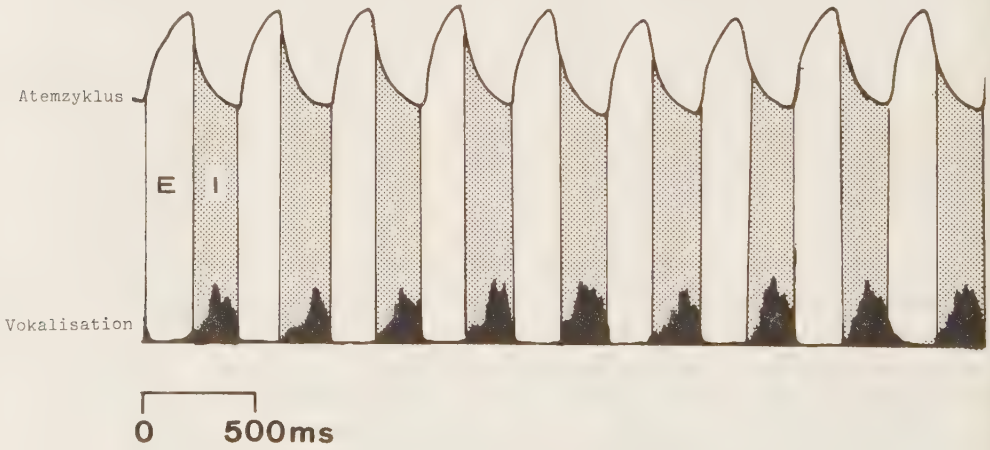


Abb. 15.:
Korrelation Atemzyklus - Vokalisation nach bilateraler Nervus recurrens-Durchtrennung.

liess sich die Atemfrequenz berechnen, die je nach Verhaltenssituation variierte. Bei Versuchsbeginn, wo das Angriffsverhalten von R überwog und I nur selten in die Rückenlage gebracht wurde, betrug der Lautabstand durchschnittlich 350 ms (Lautlänge: 150 ms; IPI: 200 ms). Hieraus ergab sich eine Atemfrequenz von 180 Atemzügen pro Minute.

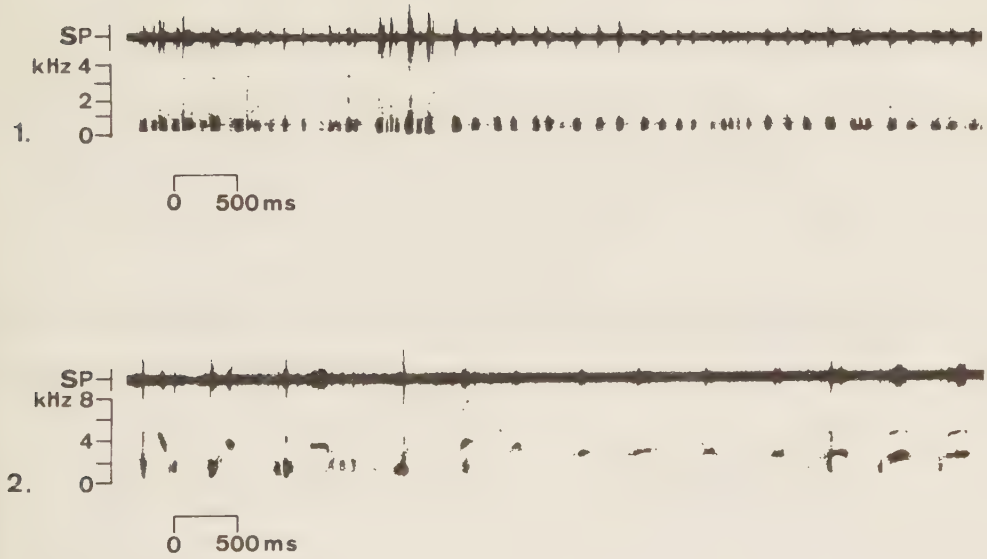


Abb. 16.:
Respirationslaute nach bilateraler Durchtrennung des Nervus recurrens:
1. Bei Versuchsbeginn.
2. In der Rückenlage.

Im weiteren Verlauf des Versuches, vor allem aber gegen Versuchsende, wo I vorwiegend in der Rückenlage verharrte - bisweilen kurz unterbrochen von Drohhaltung und kurzen Kämpfen -, vergrösserte sich der Lautabstand auf durchschnittlich 500 ms, wobei sich die Lautlänge sukzessive verkürzte. Im Frequenzmuster dieser Inspirationsgeräusche (Abb. 16.2.) vollzog sich ebenfalls eine Aenderung. Die Anzahl der Harmonischen sank von 6 auf 2. In Extremfällen blieb nur die 1. Harmonische übrig, die dann eine Lautlänge von 50 ms hatte. In den Interpulsintervallen erschien regelmässig ein Signal mit einer Frequenz von zwischen 2 und 4 kHz und einer Lautlänge von 75 bis 300 ms. Sein Frequenzverlauf konnte konstant oder moduliert sein, Harmonische konnten ebenfalls auftreten. Diese "2-kHz-Vokalisation" ging einher mit extrem heftiger, spastischer Atemtätigkeit von I in der Rückenlage gegen Versuchsende. Die Atemfrequenz betrug 100 - 120 Atemzüge pro Minute.

In den Versuchen ohne Angriffsverhalten produzierte auch R den 22-kHz-Ton. Traf der Resident auf einen intakten Intruder (Versuchsblöcke 2 und 3), so vokalisierten bisweilen beide Tiere gleichzeitig, das eine konstantfrequent bei 24 kHz, das andere mitunter frequenzmoduliert bei 22 kHz (Abb. 17.). Nach Nervus recurrens-Durchtrennung bei I wurde in einem Fall parallel zu den Atemgeräuschen der 22-kHz-Ton registriert. R zeigte durch Zurückweichen und Unterkriechen Konfliktmeideverhalten (Barnett, 1975[2], S. 107) und blieb - wie bereits geschildert - meist in geduckter Haltung.

Abb. 17.:
Dauertonsequenz. Gleichzeitige Vokalisation von Resident und Intruder.

Zusammenfassung

Intakte Intruder ohne Fluchtmöglichkeit äusserten stets eine Kombination von Vokalisation und Verteidigungsverhalten.

Devokalisierte Intruder verbrachten signifikant mehr Zeit in der Rückenlage als intakte Intruder, dies vorwiegend während des letzten Versuchsdrittels.

Nervus recurrens-durchtrennte Intruder waren nicht stumm. Neben operationsbedingten Atemgeräuschen produzierten sie in der Rückenlage 22-kHz-Laute.

In Versuchen ohne Angriffsverhalten waren Resident und Intruder gleichwertige Interaktionspartner.

3.4. Akustische Kommunikation im Freiland

Das Datenmaterial der Freilanduntersuchungen läßt leider keine systematischen Aussagen über Verhalten und Vokalisation wildlebender Ratten zu. Da aber - von einer Staatsexamensarbeit (Josef, 1985) abgesehen - bisher keinerlei Lautaufnahmen im Freiland gemacht wurden, sollen die eigenen Ergebnisse kurz geschildert werden.

In der Bundesrepublik ist RATTUS RATTUS heute durch intensive Bekämpfungsmaßnahmen sehr selten geworden, was auch dadurch deutlich wird, daß diese Gattung in die "Rote Liste der gefährdeten Arten" (Blab et al. (Hg.), 1978[2])aufgenommen wurde. Daher sind Freilanduntersuchungen ohne größeren finanziellen und zeitlichen Aufwand nur an RATTUS NORVEGICUS möglich. Die vorliegenden Ergebnisse basieren auf Beobachtungen an einem Komposthaufen, der seit zwei Jahren von Wanderratten mit schwankender Populationsdichte bewohnt war.

Das Mikrophon hing stets über dem meist benutzten Nesteingang. Durch Auslegen von Käseködern vor diesen Eingang wurden einzelne Tiere veranlaßt, hervorzukommen und den Köder einzutragen. Meist konnte intensive Vokalisation aus dem Innern des Baues registriert werden, nachdem eine Ratte mit dem Köder darin verschwunden war.

95% der registrierten Laute waren Dauertöne, die in unterschiedlich langen Sequenzen konstantfrequent oder frequenzmoduliert auftraten. Stets war - wie bereits bei RATTUS RATTUS beschrieben - der erste Laut einer Sequenz der längste und durch eine besonders stark ausgeprägte Abwärtsmodulation am Lautanfang ausgezeichnet (Abb. 18.). Das Tooth chatter konnte einmal aufgenommen werden, als eine Ratte sich dem Käseköder näherte (Abb. 18.2.). In Abb. 18.3. ist eine kurze Folge von harmonisch aufgebauten Lauten (1. Harmonische 12 kHz) dargestellt, die im bisher bekannten Lautrepertoire von Ratten keine Entsprechung finden.

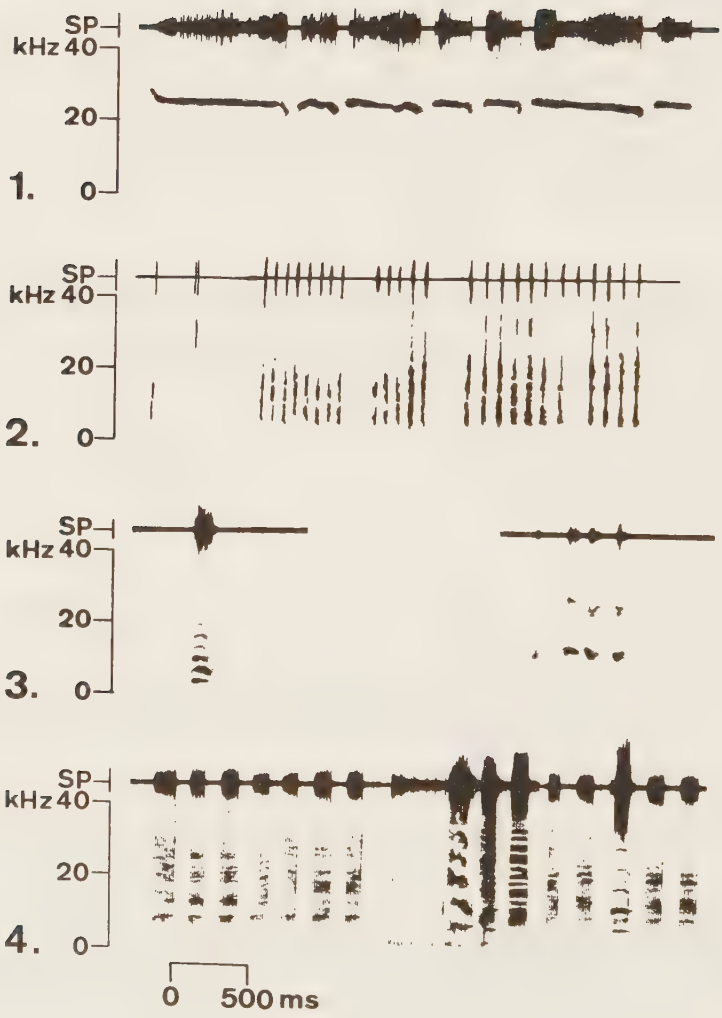


Abb. 18.:

RATTUS NORVEGICUS: Lautäusserungen wildlebender Ratten:
1. Dauerton; 2. Tooth chatter (bandpassgefiltert 5-40 kHz); 3. Harmonischer Laut;
4. Atmungskorrelierter Laut einer gefangenen Ratte (bandpassgefiltert 8-40 kHz).

Die in Lebendfallen gefangenen Ratten produzierten nur tieffrequente Signale, den Kreischlaut (Abb. 18.4.) und einen atmungskorrelierten Laut (Abb. 18.5.), den ein Tier mit weit geöffneter Schnauze und gesträubtem Fell in Richtung Beobachter ausstiess.

4. ORIENTIERUNGSVERHALTEN

4.1.Orientierungsverhalten bei der Sprungdressur

4.1.1. RATTUS RATTUS

Keines der Versuchstiere lernte die Aufgabe, d.h. kein Tier erreichte die 62,5 %-Grenze, so dass die Dressur nach 3 Monaten abgebrochen wurde.

4.1.2. RATTUS NORVEGICUS

Alle Versuchstiere zeigten auf dem Starttisch intensives Orientierungsverhalten. Sie liefen zunächst mehrmals die 4 Kanten des Starttisches ab, wobei sie sich immer wieder über die Tischkanten hinaus nach vorn beugten. Schnelle Nasenbewegungen, rhythmische Auf- und Abbewegungen des Kopfes und eine Ausrichtung der Vibrissen nach vorn begleiteten diese Orientierung in den Raum. Putzverhalten in der Mitte des Starttisches unterbrach bisweilen die Suche nach dem Futter. Wann sich ein Versuchstier für eine bestimmte Tischkante entschieden hatte, um von dort aus auf den gegenüberstehenden Zieltisch zu springen, war am charakteristischen Absprungverhalten zu erkennen: weites Vorbeugen des Oberkörpers über die Tischkante, begleitet von den typischen Orientierungsbewegungen des Kopfes, der Nase und der Vibrissen. Nach wiederholter Korrektur der Position der Vorderpfoten an der Tischkante, begleitet von rhythmischem Schlagen mit dem Schwanz, sprang das Tier auf das gegenüberstehende Ziel. War es richtig gesprungen, so ging es ohne grössere Orientierungsbewegungen zum Verzehr der Sonnenblumenkerne über.

4.2. Orientierungsleistung bei der Sprungdressur

4.2.1. Orientierungsleistung ohne Beschallung

Stand nur Echowand 1 zur Detektion des positiven Zieles zur Verfügung, lernten die Versuchstiere die Aufgabe nicht. Ihr Orientierungsverhalten blieb stets auf die Vorderkante der Zieltische gerichtet. Nachdem zusätzlich Echowand 2 an das positive Ziel angebracht war, erreichten alle Versuchstiere die Kannphase. Rn 1 und Rn 3 blieben stabil über der 62,5 %-Grenze, die Lernleistung von Rn 2 war während der

gesamten Dressurdauer instabil (Abb. 19., durchgezogene Linie). Da alle Versuchstiere durch die Andressur bereits mit den Merkmalen des positiven Zieles vertraut waren, erreichten sie in der Dressur mit endgültigem Versuchsaufbau relativ schnell die Kannphase.

Um Klarheit über die Rolle des Geruchssinns bei der Zielfindung zu erlangen, hatten Rn 1 am 37. Tag und Rn 2 am 38. Dressurtag im Anschluss an die übliche Dressur noch Entscheidungen ohne anschliessende Futterbelohnung auf dem positiven Ziel zu treffen. Rn 1 traf 75 % richtige Entscheidungen (8 Sprünge, davon 6 auf das positive Ziel), und Rn 2 traf 63 % richtige Entscheidungen (8 Sprünge, davon 5 auf das positive Ziel). Rn 1 und Rn 2 blieben also auch ohne das Vorhandensein von Futter auf dem positiven Ziel in der Kannphase.

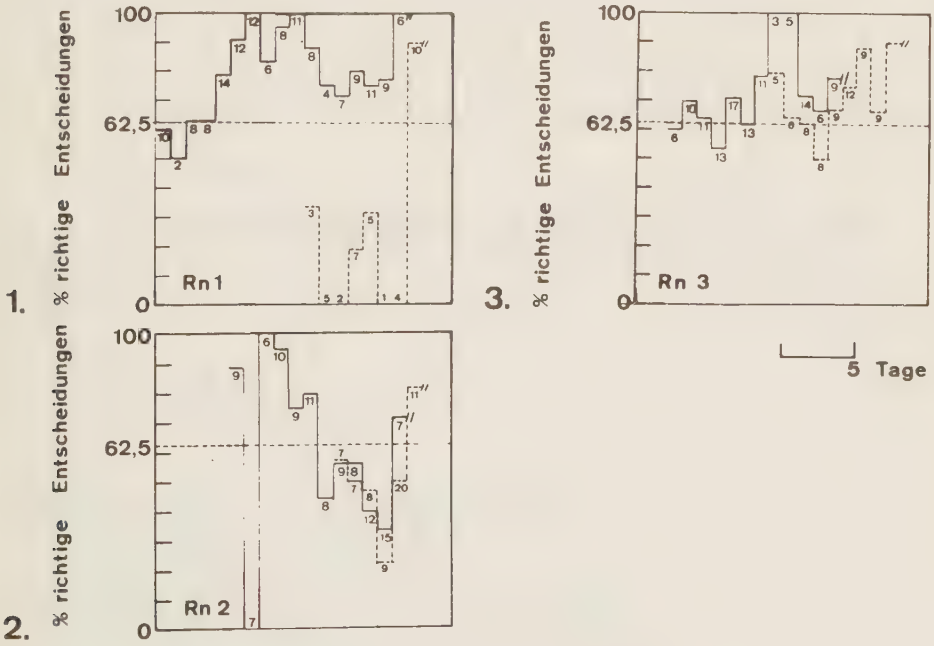


Abb. 19.:
Lernkurven von RATTUS NORVEGICUS (Rn 1 - Rn 3). Durchgezogene Linie: ohne Beschallung, gestrichelte Linie: mit Breitbandrauschen. Die Kurven beginnen mit dem ersten Tag der Dressur mit endgültigem Versuchsaufbau. Die Zahlen geben die Anzahl der Entscheidungen pro Versuchstag an.

4.2.2. Orientierungsleistung mit Beschallung

Falls die Versuchstiere das positive Ziel durch die Echos akustischer Signale fanden, hätte die Detektionsleistung absinken müssen, wenn durch Maskierung mit breitbandigem Rauschen diese Echos nicht mehr gehört werden konnten.

Den Einfluss der Beschallung auf die Zieldetektion zeigen die Lernkurven der 3 Versuchstiere (Abb. **20**., gestrichelte Linie). Nach einem deutlichen Absinken der Leistung unter die 62,5 %-Grenze bei Rn 1 und Rn 2 wurde die Kannphase nach 5 bis 7 Tagen wieder erreicht. Rn 3 verliess - von einem kurzen Einbruch abgesehen - die Kannphase nicht. Darüber hinaus fällt auf, dass die Lernkurven mit und ohne Beschallung bei Rn 2 und Rn 3 gleichen Verlauf zeigten. Die Beschallung der Versuchstiere mit breitbandigem Rauschen führte also nicht zu einer stabilen Verminderung der Dressurleistung.

4.3. Vokalisation bei der Sprungdressur

4.3.1. Charakterisierung der Laute

Sollten sich die Versuchstiere der Echoortung bedienen, um das positive Ziel zu detektieren, müssten von den Tieren produzierte, zur Echoortung geeignete Laute auffindbar sein.

Die während der gesamten Dressurdauer (Andressur + Dressur mit 4 Zieltischen) registrierten Lauttypen sind in Abb. **20**. zusammengefasst. Es handelte sich um:

1. Tooth chatter, eine rhythmische Folge (IPI: 70 ms) breitbandiger (0 - 16 kHz) Einzelsignale. (Abb. **20**.1.)

2. Breitbandpulse, eine ebenfalls rhythmische Folge (IPI: 100 ms) sehr kurzer breitbandiger (0 - 40 kHz) Signale. (Abb. **20**.2.)

3. Sniff-whistles, eine alternierende Folge breitbandiger Sniffing-Laute (0 - max. 20 kHz) und leicht frequenzmodulierter Pfeiftöne zwischen 6 und 7 kHz. (Abb. **20**.3.)

4. Klicks von variierender Bandbreite a) 0 - 16 kHz; b) 0 - 60 kHz; c) 0 - 80 kHz ; Unregelmäßiges Interpulsintervall. (Abb. **20**.4.)

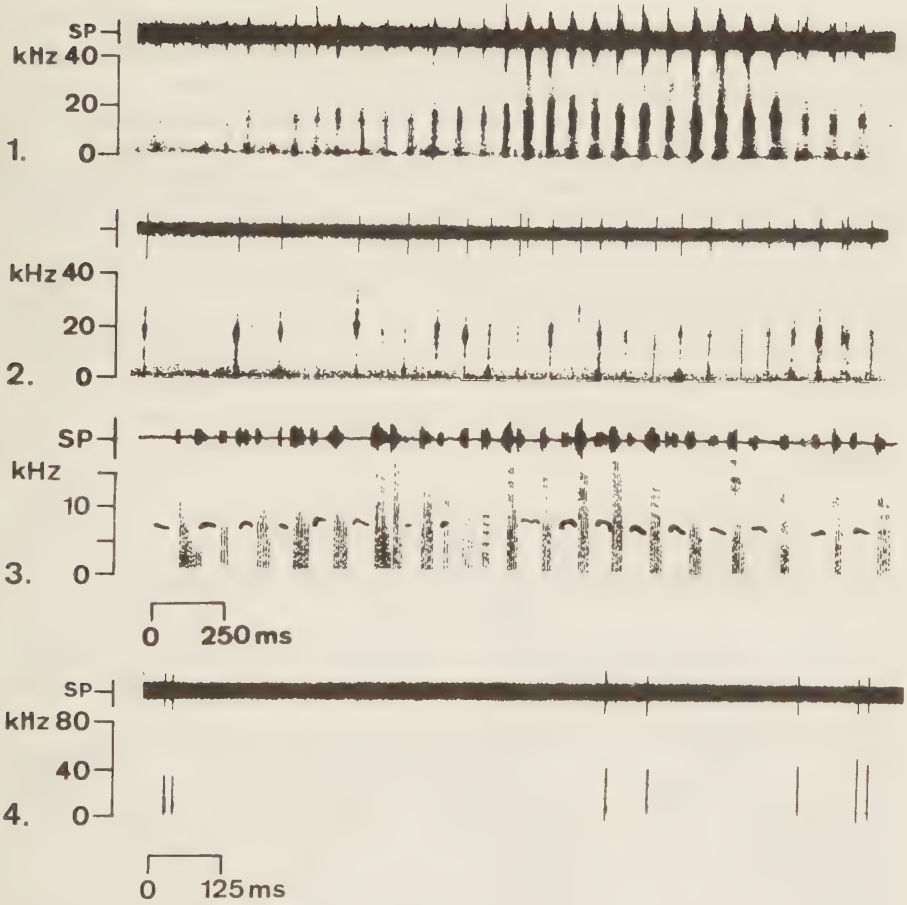


Abb. 20.:
Akustische Signale bei der Sprungdressur:
1. RATTUS NORVEGICUS: Tooth chatter.
2. RATTUS RATTUS: Breitbandpuls.
3. RATTUS RATTUS: Sniff-whistle.
4. Beide Arten: Klicks.

4.3.2. Verwendbarkeit der Laute zur Echoortung

Keiner der registrierten Signaltypen trat verhaltenskorreliert auf. Ein Zusammenhang zwischen dem Orientierungsverhalten vor einer Entscheidung und der Lautaussendung konnte nicht festgestellt werden. Im folgenden sollen die registrierten Signaltypen auf ihre Verwendbarkeit als Ortungslaute untersucht werden.

Ein Vergleich der Tooth chatter-Häufigkeit und der Anzahl der Sprünge an 5 aufeinanderfolgenden Dressurtagen (Tab. 10.) schliesst das Tooth chatter als Ortungssignal aus.

	RN 1			RN 2			RN 3		
Tag	Anzahl Sniffs	Anzahl Sprünge	% Richt.-sprünge	Anzahl Sniffs	Anzahl Sprünge	% Richt.-sprünge	Anzahl Sniffs	Anzahl Sprünge	% Richt.-sprünge
34	1	8	62,5	9	(Andressur)		1	12	70
35	9	14	78,6	17	(Andressur)		0	11	63,5
36	-	12	91	8	9	88,8	2	13	53,8
37	-	12	100	17	7	0	3	17	70,6
38	-	6	83,3	8	6	100	0	13	61,5

Tab. 10.:
Anzahl aller Tooth chatter, Anzahl aller Entscheidungen und Prozentsatz richtiger Entscheidungen pro Dressurtag an 5 aufeinanderfolgenden Tagen.

Die Breitbandpulse ebenso wie der Sniff-whistle wurden nur von RATTUS RATTUS produziert und scheiden als Ortungslaute ebenfalls aus, da RATTUS RATTUS die Aufgabe nicht erlernte.

Da die Klick-Laute als einzige bei allen Versuchstieren (RATTUS RATTUS und RATTUS NORVEGICUS) gefunden wurden, erschien ihre Verwendung als Ortungs-Klicks denkbar.

Versuchstier	Sprung Nr.	Beschallung	Dressurtag	Zeitdauer pro Entscheidung	Anzahl Klicks/ Entscheidung	mittlere Klick-Rate	Zeitpunkt letzter Klick vor Sprung
Dressurkammer in Abwesenheit der Versuchstiere		-	46	150 (1)	7 (2)	21,6	-
		+	46	41,4 (1)	9 (1)	4,6	-
Rn 1	1	-	40	188,4	11	18,6	9,4
	2	-	40	379,8	30	12,7	14,4
	5	-	40	297	17	17,5	18,3
	14	-	40	4380	8	72	1,67
	2	-	46	156	12	13	31,41
Rn 3	4	+	48	73,8	7	10,6	1,04
	3	+	48	70,2	9	7,8	1,25
Rn 2	8	+	48	49,8	7	7,1	1,04
	7	+	48	15,6	4	3,9	1,04
	6	+	48	37,2	4	9,3	3,33

Tab.11. :
Klick-Häufigkeit mit und ohne Versuchstiere, mit und ohne Beschallung an verschiedenen, beliebig ausgewählten Dressurtagen. Zeitangaben in Sekunden.
(1) Ausgewerteter Zeitraum.
(2) Anzahl Klicks pro ausgewertetem Zeitraum.

Ein Vergleich der Klick-Häufigkeit bei 4 verschiedenen Aufnahmemodalitäten (Tab. 11.) an beliebig ausgewählten Versuchstagen ergab, dass bei leerer Dressurkammer ohne Beschallung durchschnittlich alle 21,6 s ein Klick auftrat, bei Dressur ohne Beschallung alle 15,4 s, bei Dressur mit Beschallung alle 7,7 s und bei Beschallung der Dressurkammer in Abwesenheit der Versuchstiere alle 4,6 s. (Bei der letzten Aufnahme war das Mikrophon auf dem Starttisch an Stelle eines Versuchstieres auf einen Lautsprecher ausgerichtet.) Diese Daten zeigen deutlich, dass ein grosser Teil, wenn nicht alle der registrierten Klick-Laute nicht von den Versuchstieren produziert war. Ob einige der analysierten Klicks Tierlaute waren, kann nicht entschieden werden, wie Abb. 21. verdeutlicht. Weder im Amplituden- und Frequenzzeitverlauf noch in der spektralen Zusammensetzung dieser Klicks war ein Unterschied zu erkennen.

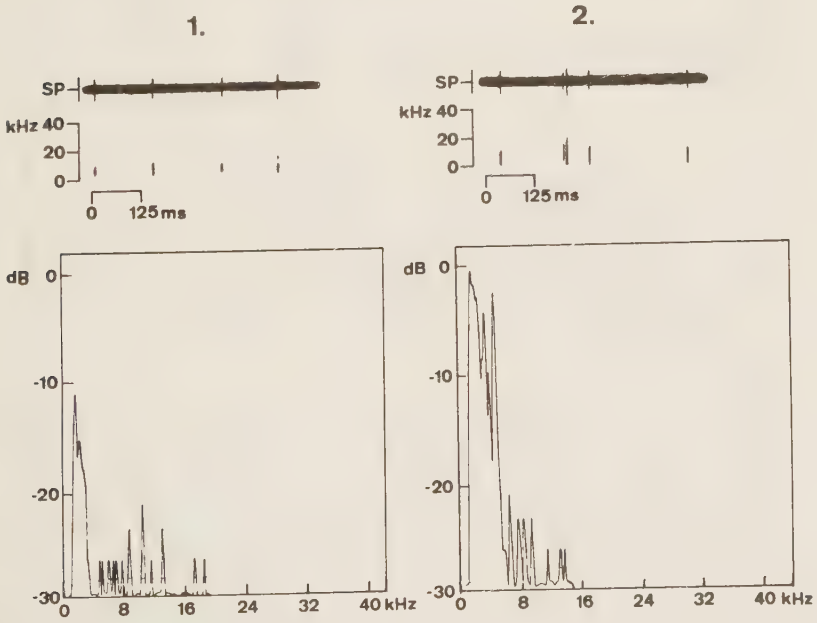


Abb. 21.:

Registrierte Klick-Laute
1. Dressur ohne Beschallung.
2. Abwesenheit der Versuchstiere, keine Beschallung der Dressurkammer.

Sollten unter den registrierten Klick-Lauten Ortungssignale sein, so waren sie bei der Dressurleistung mit Beschallung (Abb. 19.) ohne Bedeutung. Denn Abb. 22. zeigt, dass die Klick-Typen aus den Dressurexperimenten ohne Beschallung in dem für die Ratte relevanten Frequenzbereich maskiert wurden.

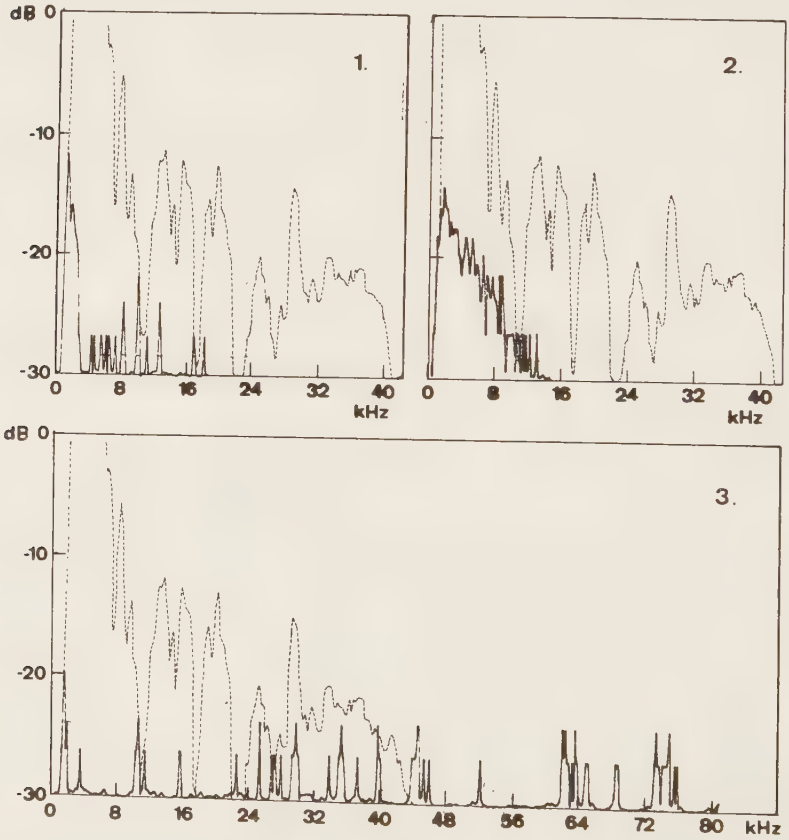


Abb. 22.:

Maskierung verschiedener Klick-Typen aus Dressurexperimenten ohne Beschallung (durchgezogene Linien) durch Breitbandrauschen (gestrichelte Linien).
1./2. Schmalbandige Klicks (0 - 16 kHz).
3. Breitbandiger Klick (0 - 80 kHz).
Die Grundlinien der dargestellten Spektren haben gleiche Intensität.

Wie aus Tab. 11. bereits hervorgeht, traten auch in den Beschallungsexperimenten Klicks auf. Sie waren von so hoher Intensität, dass sie um 10 - 20 dB über der Rauschintensität lagen. Ihr Frequenzspektrum überstrich den gesamten Analysebereich. (Abb. 23.)

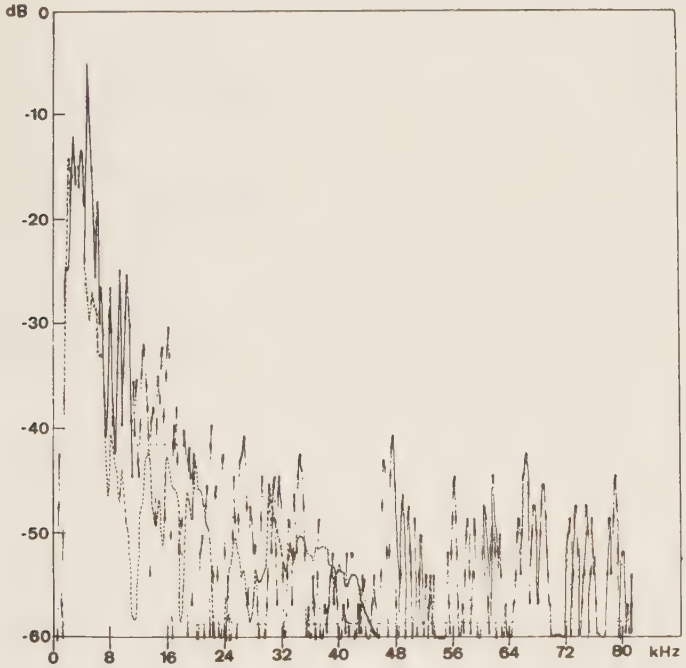


Abb. 23.:
Klick-Laut (durchgezogene Linie) bei Beschallung mit Breitbandrauschen (gestrichelte Linie).

Auch bei diesen Signalen war es unmöglich, die Schallquelle (Tier oder Apparatur) zu identifizieren. Es war lediglich festzustellen, dass die Klick-Rate in den Beschallungsexperimenten doppelt so gross war wie in den Versuchen ohne Beschallung. Ferner fiel auf, dass das Intervall zwischen dem Auftreten des letzten Klicks und dem Sprung auf das positive Ziel in den Beschallungsexperimenten sehr viel kürzer war als bei Sprüngen ohne Beschallung. (Tab. 11.)

Zusammenfassung:

In einer Four alternative forced choice-Sprungdressur lernte RATTUS RATTUS nicht, das positive Ziel zu finden, während RATTTUS NORVEGICUS die Aufgabe erlernte. Nach Ausschaltung des Ortsgedächtnisses, des Gesichts- und Tastsinns wurde die Rolle von Geruch und Gehör bei der Zieldetektion untersucht. Obwohl nicht eindeutig ausgeschlossen werden konnte, dass den Versuchstieren olfaktorische Informationen zur Verfügung standen, reichte der Geruchssinn allein zur Zielfindung nicht aus. Sollte ein aktives Echoortungssystem vorhanden sein, erschienen die bei allen Versuchstieren registrierten Klicks als Ortungslaute geeignet. Sie traten mit geringer Intensität, unregelmässig und nicht verhaltenskorreliert auf. Sie konnten ebensowenig wie die in Beschallungsexperimenten registrierten Klicks als Tierlaute identifiziert werden. Die Lernleistung der Versuchstiere wurde - von einer Irritationsphase abgesehen - durch die Beschallung nicht beeinträchtigt.

D I S K U S S I O N

1. POSTNATALE VOKALISATION

Die vorgelegten Daten zur Lautentwicklung bei RATTUS RATTUS gliedern sich gut in bisherige Untersuchungsergebnisse ein. Die Entwicklungstendenz der analysierten Lautparameter Pulsrate, Frequenz, Lautdauer und Bandbreite stimmt mit der anderer myomorpher Nager überein. Die Pulsrate der untersuchten Jungtierlaute sowohl von RATTUS RATTUS wie auch von RATTUS NORVEGICUS ist gegenüber den Angaben in der Literatur (Sales & Smith, 1978) deutlich erhöht. Dies kann zwei Ursachen haben:

1. Bei den untersuchten Arten handelt es sich um Wildformen. Die Daten früherer Autoren wurden an Laborratten gewonnen. Ein direkter Vergleich ist daher nur mit Einschränkungen möglich, denn die Lautentwicklung der Laborratte kann durch Domestikationseffekte modifiziert worden sein.

2. Die Versuche zur Temperaturabhängigkeit der Vokalisation (Okon, 1971 und Allin & Banks, 1971) zeigen, dass die Pulsrate von den Untersuchungsbedingungen abhängt. Nicht nur die Umgebungstemperatur, sondern auch die Expositionsdauer und der Zeitraum seit Entfernen der Jungen aus dem Nest beeinflussen die Ergebnisse.

Insgesamt demonstrieren die vorgelegten Daten in Übereinstimmung mit den Ergebnissen früherer Autoren, dass sich die Lautdifferenzierung postnatal vollzieht. Unmittelbar nach der Geburt produzieren die Jungen Ultraschallaute mit einfachen Frequenzmustern, d.h. Laute mit entweder konstanter Frequenz oder leichten Frequenzmodulationen, die durch Interpulsintervale deutlich grösser als die Lautdauer voneinander getrennt sind. Im Laufe der Entwicklung wird das Frequenzmuster komplizierter, und Interpulsinterval und Lautdauer nähern sich einander an, bis in der dritten Lebenswoche typische Lautsequenzen adulter Tiere erscheinen.

2. SEXUALVERHALTEN

Bislang erschien eine ganze Reihe von Arbeiten, die sich mit der Rolle der akustischen Signale beim Paarungsverhalten befassen. Sie alle stimmen darin überein, dass die 50-kHz-Vokalisation die Funktion hat, die Paarungsbereitschaft des Weibchens zu erhöhen und den Erregungszustand des Männchens anzuzeigen. So stellten McIntosh & Barfield (1980) fest, dass vor einer Ejakulation mehr 50-kHz-Vokalisation auftrat als vor einer Intromission oder gar einem "einfachen" Aufsprung. Sie zogen hieraus den Schluss, dass die 50-kHz-Laute ein Mass für den Erregtheitsgrad des Männchens sind. Demzufolge müssten Männchen mit kurzer Ejakulationslatenz eine höhere Vokalisationsrate aufweisen als Männchen mit langer Ejakulationslatenz oder gar solche, die nicht zur Ejakulation kommen, wenn man davon ausgeht, dass schnell zur Ejakulation kommende bzw. ejakulierende Männchen sexuell stärker erregt sind. Die vorgenannten Autoren erhielten genau gegenteilige Ergebnisse: Schnell zur Ejakulation kommende Männchen vokalisierten weniger als solche mit grosser Ejakulationslatenz. Grosse Ejakulationslatenzen bzw. das Fehlen von Ejakulation erklären sie mit mangelnder Kooperationsbereitschaft des Weibchens. Hieraus folgt: Mangelnde Kooperationsbereitschaft des Weibchens führt zu einer erhöhten Vokalisation. Die 50-kHz-Laute erhalten dadurch die Bedeutung der "Frustrations-Signale".

Im Widerspruch dazu stehen die Ergebnisse von Anisko et al (1978). Sie fanden bei unkooperativen, eher aggressiv sich verhaltenden Weibchen vornehmlich den 22-kHz-Ton in der präejakulatorischen Phase. Das Auftreten von 2 verschiedenen Lauttypen in der gleichen Motivationslage (Frustration) ist allerdings sehr unwahrscheinlich.

Um diesen Widerspruch aufzuklären, erscheint es unumgänglich, nicht länger global "die 50-kHz-Vokalisation" zu diskutieren, sondern ihre verschiedenen Lauttypen (Kurztonpulse, U-förmig modulierte Pulsfolgen, lange Pulse) differenziert zu betrachten.

Bei den in der vorliegenden Untersuchung analysierten Paarungen traten in der präejakulatorischen Phase nur Kurztonpulse auf. Bei diesen Kurztonpulsen handelt es sich um die gleichen Laute wie sie auch im Aggressionsverhalten auftreten. Dort werden sie mit dem dominanten Tier korreliert, das angesichts eines Intruders auch durch erhöhte Atemfrequenz seine gesteigerte Aufmerksamkeit signalisiert.

Die Paarungen waren durch relativ kurze Intromissionslatenzen gekennzeichnet. In allen Fällen kam es zu Ejakulationen. Der vorhandenen Handlungsbereitschaft (Männchen und Weibchen paarungsbereit) wurde also adäquat entsprochen. Bei der Paarung ebenso wie beim Aggressionsverhalten zeigen also speziell die Kurztonpulse den Erregungszustand eines Individuums an.

Lange Pulse fanden sich in der vorliegenden Untersuchung nur in den Fällen, wo der Handlungsbereitschaft eines der Interaktionspartner nicht entsprochen wurde. Dies war der Fall bei RATTUS NORVEGICUS nach Paarungsende. In den Versuchen mit RATTUS RATTUS trat eine solche Situation nicht ein. Hier fehlten auch die langen Pulse im Repertoire der Paarungslaute. Diese Ergebnisse lassen den Schluss zu, dass Frustration aufgrund der mangelnden Realisierung der Endhandlung durch die Produktion langer Pulse signalisiert wird.

Ueber die besondere Bedeutung der U-förmig modulierten Pulsfolgen ist keine genaue Aussage möglich. Bemerkenswert aber ist, dass dieser Lauttyp bisher nur beim Sexualverhalten auftrat. Aufgrund seiner ungewöhnlichen und auffälligen Struktur könnte er als "Charakterlauttyp" des Sexualverhaltens gelten.

Die vorliegenden Ergebnisse bestätigen also die Hypothese, dass die 50-kHz-Vokalisation Informationen über den emotionalen Status eines Individuums beinhaltet. Allerdings signalisieren die verschiedenen Lauttypen unterschiedliche Motivationslagen.

Es konnte klar gezeigt werden, dass das Weibchen in gleicher Weise vokalisiert wie das Männchen. Somit ist die 50-kHz-Vokalisation kein spezifisches Kommunikationsmittel des Männchens, sondern wird von beiden Interaktionspartnern zur Koordinierung der Paarung eingesetzt.

Obwohl zur Klärung der Rolle der Vokalisation bei der Paarung ausschliesslich RATTUS NORVEGICUS herangezogen wurde, darf man wohl davon ausgehen, dass die aufgestellten Hypothesen auch für RATTUS RATTUS gelten, denn sowohl in der Verhaltens- wie in der Lautäusserung konnten keine nennenswerten Unterschiede festgestellt werden.

3. AGONISTISCHES VERHALTEN

3.1. Vergleich zwischen RATTUS RATTUS und RATTUS NORVEGICUS

Zwischen beiden Arten konnte eine hohe Übereinstimmung in Verhalten und Vokalisation festgestellt werden. Dieses Ergebnis unterstreicht die enge Verwandtschaft zwische RATTUS NORVEGICUS und RATTUS RATTUS. Allerdings besiedeln beide Arten andersartige Lebensräume, und würde man sie gemeinsam in einem Käfig halten, so hätte RATTUS RATTUS keine Überlebenschance. Geht man davon aus, dass die visuell wahrnehmbare Verhaltensäusserung ebenso wie das akustische Signal kommunikative Funktion haben, so muss man folgern, dass die gleichen intraspezifisch wirksamen Signale in der interspezifischen Kommunikation ihre Funktion nicht ausüben.

Lediglich zwei kleinere Unterschiede im Lautrepertoire fielen auf, die im folgenden kurz diskutiert werden sollen. Das Tooth chattering hatte als Charakterlaut des Angriffsverhaltens bei RATTUS RATTUS eine sehr viel grössere Bedeutung als bei RATTUS NORVEGICUS. Die Aussagen früherer Autoren weichen z.T. von diesem Ergebnis ab. Ewer (1971) hebt den Stellenwert dieses Lauttyps im Verhaltensinventar von RATTUS RATTUS hervor. Eibl-Eibesfeld (1952) betont dagegen, dass das Tooth chattering nur bei RATTUS NORVEGICUS vorkommt. Barnett (1975[2]) schließlich beschreibt diesen Laut gleichwertig für beide Arten.

Auch über die kommunikative Funktion dieses Signals herrscht Uneinigkeit. Ob es als Drohlaut gegen einen Kontrahenden (Barnett, 1975[2]) oder als Alarmruf (Ewer, 1971) fungiert, ist nicht geklärt. Einen Hinweis könnten die vorliegenden Untersuchungen zur Echoortung (Kap. 4.) liefern. Bei der durchgeführten Dressur produzierten nur die Versuchstiere von RATTUS RATTUS diesen Laut. Sie waren nicht an den Menschen zu gewöhnen und mussten nach jedem Sprung in oft langwierigen Hetzjagden eingefangen werden. Wenn man annimmt, dass die Tiere ihre Aufgabe deshalb nicht lernten, weil die Dressursituation eine aufregende und bedrohliche Situation für sie darstellte, erhält das Tooth chatter die Funktion des Alarm- und Warnrufes.

Der Kreischlaut wurde ebenfalls in der Angriffsphase und auch ausschliesslich von RATTUS RATTUS produziert. Da nach der Lautäusserung oft keine weiteren Aggressionen gegen den Intruder gerichtet wurden, könnte dieses Signal aggressionshemmende Wirkung haben.

Tooth chatter und Kreischlaut sind im menschlichen Hörbereich liegende, breitbandige Signale, die offenbar auch bei grösserer Entfernung zischen Sender und Empfänger ausgesandt werden. Ihnen stehen in vergleichbarer Verhaltenssituation bei RATTUS NORVEGICUS ausserhalb des menschlichen Hörbereichs liegende, schmalbandige Laute gegenüber. Möglicherweise handelt es sich hier um eine evolutiv begünstigte Differenzierung:

RATTUS RATTUS ist eine primär baumlebende Art (Eibl-Eibesfeld, 1952). Im dichten Blattwerk der Baumkronen ist die Übertragung hochfrequenter Schallereignisse erschwert, sodass die Verwendung tieferfrequenter Signale als Fernwarn- oder -abwehrlaut vorteilhaft wäre.

Verfiel ein Tier in Katatonie, so konnte nur der Typ des langen Pulses registriert werden. Dies gilt übereinstimmend für beide Rattenarten. Versuche mit isolierten Tieren zeigen, dass der Sender des langen Pulses das katatone Tier ist. Da der Zustand der Katatonie als Folge extremer Stressbelastung eintreten kann (Koplakov et al., 1977), ist der lange Puls ein sicherer Indikator für den inneren Zustand seines Senders (vgl. hierzu auch das Kap. 2. "Sexualverhalten").

Im Freigehege und auch im Freiland konnten nicht alle Laute des Lautrepertoires beider Arten registriert werden. Dies könnte aufnahmetechnisch bedingt sein. Da vor allem die hochfrequenten Signale (Kurztonpuls, langer Puls) mit sehr viel geringerer Intensität ausgestossen werden als etwa der Dauerton, ist ihre Registrierung in Arealen mit grosser Grundfläche und vielen Störobjekten äusserst schwierig. In jedem Fall aber kommt die überragende Bedeutung des 22-kHz-Tones im Labor wie auch im Freiland zum Ausdruck.

3.2. Rolle des 22-kHz-Tones

Zur Klärung der Funktion des 22-kHz-Tones wurden die Versuche von Thomas et al. (1983) mit 3 Abänderungen wiederholt:

1. Die Testdauer betrug 30 statt 20 Minuten.
2. Die Intruder waren bilateral Nervus recurrens-durchtrennt.
3. In einer ergänzenden Versuchsserie erhielten die Intruder die Möglichkeit, sich den Residenten zu entziehen. Im folgenden

Im folgenden werden auf dem Hintergrund dieser Modifizierungen die eigenen Ergebnisse mit denen von Thomas et al. verglichen.

Die Dauer des Angriffsverhaltens und die Dauer eines Einzelkampfes waren vor und nach Recurrens-Durchtrennung gleich. Dieses Ergebnis stimmt mit dem von Thomas et al. überein. Allerdings ist die hieraus gezogene Schlussfolgerung, der 22-kHz-Ton habe keine aggressionsreduzierende Wirkung, unzulässig, da die Vokalisation des Intruders mit Recurrens-Parese nicht berücksichtigt wurde (Thomas beschränkte die Lautregistrierung auf Frequenzen zwischen 20 und 50 kHz). Das Fehlen des 22-kHz-Tones hätte entsprechend der Hypothese zu einer erhöhten Aggressivität des Residenten führen müssen. Das Auftreten der nicht erwünschten, gleichzeitig aber nicht vermeidbaren Atemgeräusche allerdings wirkte dem entgegen. Eigene Videoaufnahmen belegen, dass der Resident oft sein Angriffsverhalten stoppte, vor dem Intruder zurückwich und sich nur zögernd wieder annäherte. Ferner produzierte der Intruder in der Rückenlage einen 2-kHz-Ton, der ebenfalls verhaltensbeeinflussend gewirkt haben dürfte. Daher ist das Aggressionsniveau gegen den Intruder vor und nach Recurrens-Durchtrennung quantitativ zwar gleich, jedoch auf unterschiedliche Bedingungen zurückzuführen.

Die vorliegenden Ergebnisse belegen den grossen Einfluss vorhandener Fluchtmöglichkeit auf den Grad der Bedrohung gegen den Intruder (Einzelkampfdauer, Dauer Angriffsverhalten in den 3 Versuchsblöcken). Im Vergleich zu Freilandbeobachtungen (Robitaille & Bovet, 1976) erscheint diese Aussage trivial, ist aber dennoch in den bisherigen Laborexperimenten ungenügend berücksichtigt worden.

Die vorliegenden Daten über das Verteidigungsverhalten des Intruders stehen im Widerspruch zu Thomas et al., die "no difference in submissive or defensive behavior" feststellen konnten. Dieser Widerspruch ist mit der von Thomas zu kurz gewählten Testdauer von 20 Minuten erklärbar. Frühere Autoren (Sales, 1972b; Flannelly und Lore, 1975) weisen bereits sehr ausführlich darauf hin, dass in den ersten 20 Minuten eine feste Dominanz-Unterlegenheits-Beziehung noch nicht etabliert ist. Daher ist in den ersten 20 Versuchsminuten die Dauer des Verteidigungsverhalten (Rückenlage) vor und nach Recurrens-Durchtrennung noch gleich. Eine Differenzierung erfolgt erst später. Folglich liefern 20-minütige Aggressionsversuche keine sicheren Ergebnisse über den Einfluss der Vokalisation auf das Konfliktverhalten des Residenten.

In der vorliegenden Untersuchung war die Dauer der geduckten Haltung vor und nach Recurrens-Sektion etwa gleich, und nach Nerv-Durchtrennung trat der 22-kHz-Ton nicht mehr auf. Die Dauer der Rückenlage war aber signifikant grösser. Unter der Annahme, dass der 22-kHz-Ton als akustisches Signal die gleiche kommunikative Funktion hat wie die Rückenlage als visuell wahrnehmbares Signal, darf man folgern, dass diese beiden Signale alternativ eingesetzt werden. An die Stelle der Vokalisation tritt das entsprechende Verhalten. Da ein in der Rückenlage befindlicher Intruder nicht angegriffen wurde, erhält auch der 22-kHz-Ton die Funktion der Aggressionshemmung.

Der enge Zusammenhang zwischen Lautäusserung und Verhalten wird durch die 2-kHz-Vokalisation des Nerv-durchtrennten Intruders in der Rückenlage bekräftigt. Es dürfte sich hierbei um den Versuch handeln, den 22-kHz-Ton zu produzieren. Nach bilateraler Recurrens-Sektion kann aber die zur Phonation notwendige Medianstellung der Stimmbänder nicht erreicht werden. Somit ist das aufgenommene Luftvolumen schnell wieder ausgestossen. Folglich bleibt die Lautlänge des 2-kHz-Tones unter der des 22-kHz-Tones. Eine Einstellung verschiedener Frequenzen ist nach Recurrens-Durchtrennung sehr begrenzt noch möglich (Roberts, 1975; Schuller & Rübsamen, 1981).

In den Versuchen mit Fluchtmöglichkeit wurden 22-kHz-Ton und Rückenlage alternativ eingesetzt, wohingegen bei Unmöglichkeit, sich dem Angreifer zu entziehen, in jedem Falle von Versuchsbeginn an der 22-kHz-Ton produziert wurde. Reichte die Vokalisation als "Fernsignal" nicht aus, trat die Rückenlage als visuell wahrnehmbares Signal hinzu. An die Stelle der Flucht trat eine Kombination aus Vokalisation und Verhaltensäusserung.

Die vorgenannten Punkte weisen deutlich auf eine kausale Beziehung zwischen dem 22-kHz-Ton und dem Grad der Aggressivität des Residenten hin. Damit ist die Sales'sche Hypothese der aggressionsreduzierenden Wirkung des 22-kHz-Tones gesichert.

Ob ein Resident sein Territorium gegen einen Intruder verteidigt, ist allerdings abhängig von dessen Statur. Ist die Kampffähigkeit des Intruders der des Resident vergleichbar, überwiegt Konfliktmeideverhalten. Beide Tiere produzieren den 22-kHz-Ton, und Über- bzw. Unterkriechen ist zu beobachten. Hierdurch wird die Bedeutung der Vokalisation insofern relativiert, als klar aufgezeigt wird, dass auch andere verhaltensrelevante Parameter wie Körpergröße und Alter sowie die Möglichkeit zu Flucht an der Einstellung des Aggressionsniveaus ("aggression level", Lore et al., 1984) beteiligt sind.

Das nachstehende Flußdiagramm (Abb. 24.) setzt die auf das Konfliktverhalten des Intruders einwirkenden Faktoren Fluchtmöglichkeit, Körpergrösse und Vokalisation zueinander in Beziehung. Von diesen klar erkennbar hierarchisch angeordneten Einflussfaktoren hängt der Aggressionsgrad des Residenten ab. Würde man die vorliegenden Ergebnisse durch eine grosse Anzahl an Versuchen absichern und dabei weitere verhaltensrelevante Signale (z.B. soziale Vorerfahrung) berücksichtigen, so liesse sich eine Formel entwickeln, die den Aggressionsgrad des Residenten quantitativ angibt.

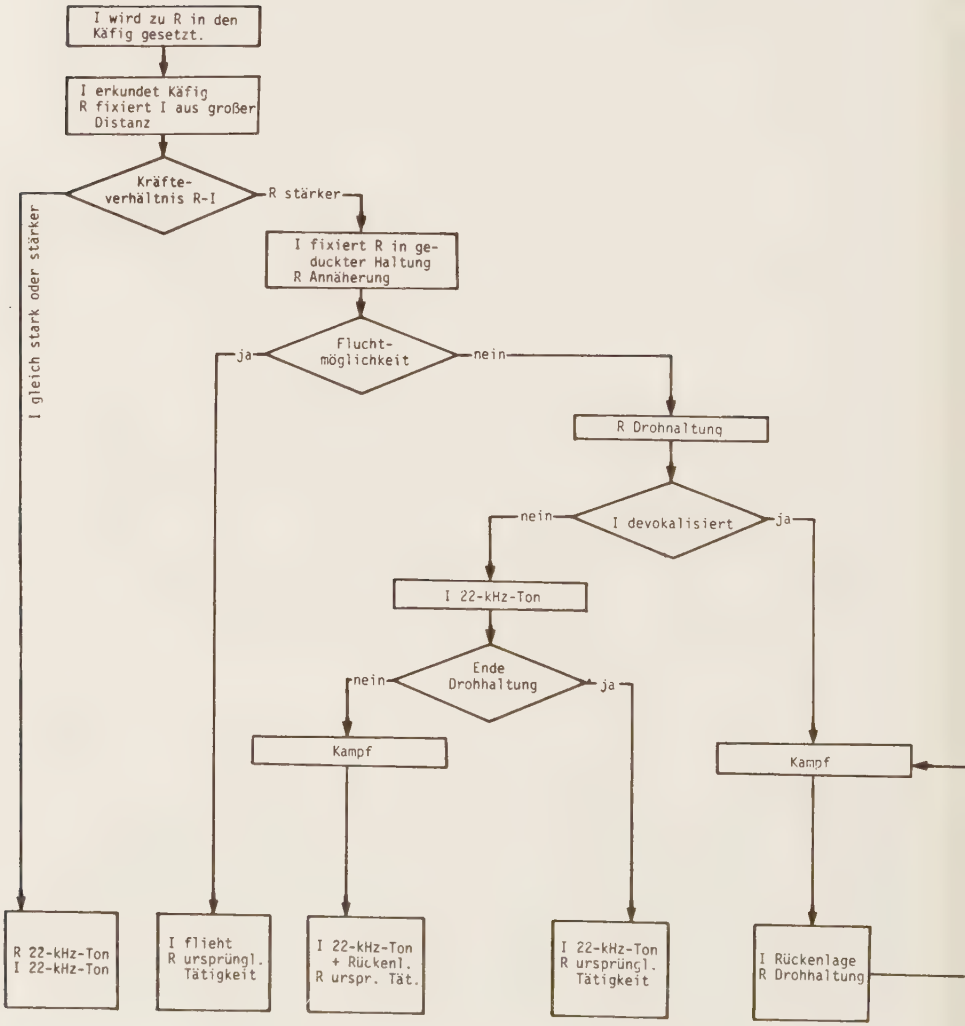


Abb. 24.:

Flußdiagramm zum Konfliktverhalten des Intruders in Resident-Intruder-Tests.

4. ORIENTIERUNGSVERHALTEN

Die vorliegende Untersuchung liefert - entgegen den Hypothesen bisheriger Arbeiten - deutliche Hinweise darauf, dass Ratten kein aktives Echoortungssystem besitzen.

Obgleich durch die durchgeführte Four alternative forced choice-Sprungdressur mit geblendeten Versuchstieren erstmals Ortsgedächtnis, Gesichts- und Tastsinn eindeutig ausgeschaltet wurden und daher dem Gehör eine hohe Bedeutung bei der Zielfindung hätte zukommen müssen, konnten die in früheren Arbeiten (Chase, 1980; Kaltwasser und Schnitzler, 1981; Nitschke, 1982; Chase, 1983) als Ortungslaute diskutierten Signale nicht reproduziert werden. Von den bei der Dressur registrierten Klicks könnte möglicherweise ein Teil als Ortungslaute angesehen werden, denn bei ihrer Maskierung mit Breitbandrauschen sank zunächst die Dressurleistung der Versuchstiere. Ihr Wiedererreichen der Kannphase könnte dann mit einer Erhöhung der Klick-Rate und der Klick-Intensität über den Rauschpegel hinaus und mit der Verkürzung des Intervalls zwischen letztem Klick und Sprung erklärt werden.

Da aber durch die Lautanalyse auch in der leeren, beschallten und nicht beschallten Dressurkammer Klicks festgestellt wurden, kann nur ein kleiner Teil der ohnehin selten und unregelmässig auftretenden Klicks von den Versuchstieren produziert sein. Da ferner diese Klick-Laute zumindest ohne Beschallung nicht verhaltenskorreliert auftraten, erscheinen sie als Ortungslaute ungeeignet.

Untersuchungen von Chase (1983) führten zu der Hypothese, dass der Sniff-whistle in Verbindung mit dem Tooth chatter zur Echoortung verwendet wird. Dabei soll speziell der Tooth chatter zur Detektion entfernter Ziele dienen. Obgleich Chase davon ausgeht, dass Ratten ein Echoortungssystem besitzen, räumt auch sie ein, dass der Nachweis nicht erbracht werden konnte.

Da die Chase'sche Hypothese durch die vorliegende Untersuchung nicht bestätigt werden konnte, muss festgehalten werden, dass bislang keine akustischen Signale gefunden werden konnten, die das Vorhandensein eines aktiven Echoortungssystems sicher begründen würden. Folglich mussten die Versuchstiere bei der Sprungdressur andere Informationen über das positive Ziel bekommen und waren - nach einer

Gewöhnungsphase - auch bei Beschallung mit Breitbandrauschen in der Lage, das positive Ziel zu finden. Die Leistungsfähigkeit des von den Versuchstieren genutzten, bislang nicht näher bekannten sensorischen Systems erstreckt sich allerdings nur auf kurze Distanzen. Denn die in 55 cm Entfernung vom Versuchstier senkrecht angebrachte Echowand 1 wurde nicht detektiert.

Der Nachweis über Echoortung bei Ratten konnte nicht erbracht werden. Die Ergebnisse aus den Beschallungsversuchen könnten auf das Vorhandensein eines Echoortungssystems hindeuten. Zur weiteren Klärung müsste eine Methode entwickelt werden, die es ermöglicht, apparativ bedingte Klicks von Tierlauten zu unterscheiden. Die Vielzahl und Verschiedenartigkeit der als Ortungslaute diskutierten Signale und die nicht Reproduzierbarkeit der Ergebnisse lassen allerdings vermuten, dass das Echoortungssystem bei Ratten - sofern überhaupt vorhanden - sehr primitiv entwickelt sein muss und daher nicht von grosser biologischer Bedeutung sein kann.

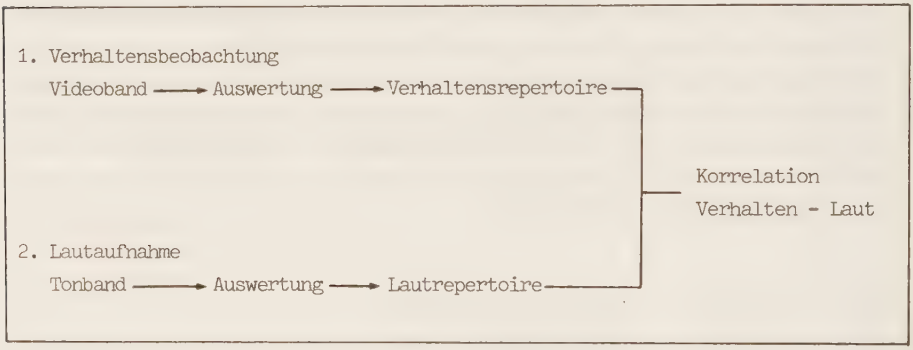
SCHLUSSBEMERKUNG

Die vorgelegten Ergebnisse wurden unter verschiedenen Versuchsbedingungen gewonnen. Zum einen wurden Versuche am manipulierten Tier durchgeführt, zum anderen wurden die Versuchstiere im intakten Sozialverband unter seminatürlichen Bedingungen beobachtet. Diese Labordaten konnten darüberhinaus durch Beobachtungen unter natürlichen Bedingungen im Freiland ergänzt werden.

Die Freilandbeobachtung zeigt zwar das natürliche Verhalten der Tiere, ermöglicht aber nur sehr selten eine synchrone Erfassung von Verhalten und Vokalisation. Dies gelingt unter seminatürlichen Bedingungen im Labor, wo günstige Beobachtungsmöglichkeiten bestehen. Kenntnisse über die Funktion einzelner Verhaltensparameter können allerdings erst durch Versuche am manipulierten Tier gewonnen werden. Bedingt durch die künstliche Versuchssituation gelten solche Ergebnisse nur eingeschränkt für das natürliche Verhalten der Tiere. Daher bringt nur die Kombination von Freilandbeobachtung und Laborexperiment zuverlässige Ergebnisse.

Z U S A M M E N F A S S U N G

Es wurden vergleichende Untersuchungen zum akustischen Kommunikationsverhalten und zur Orientierung bei RATTUS NORVEGICUS und RATTUS RATTUS durchgeführt. Ziel dieser Untersuchungen war die vollständige Erfassung des Verhaltens- und Lautrepertoires beider Arten und eine eindeutige Korrelation zum Verhalten. Dies wurde durch synchrone Aufzeichnung von Verhalten und Lautäusserung erreicht.



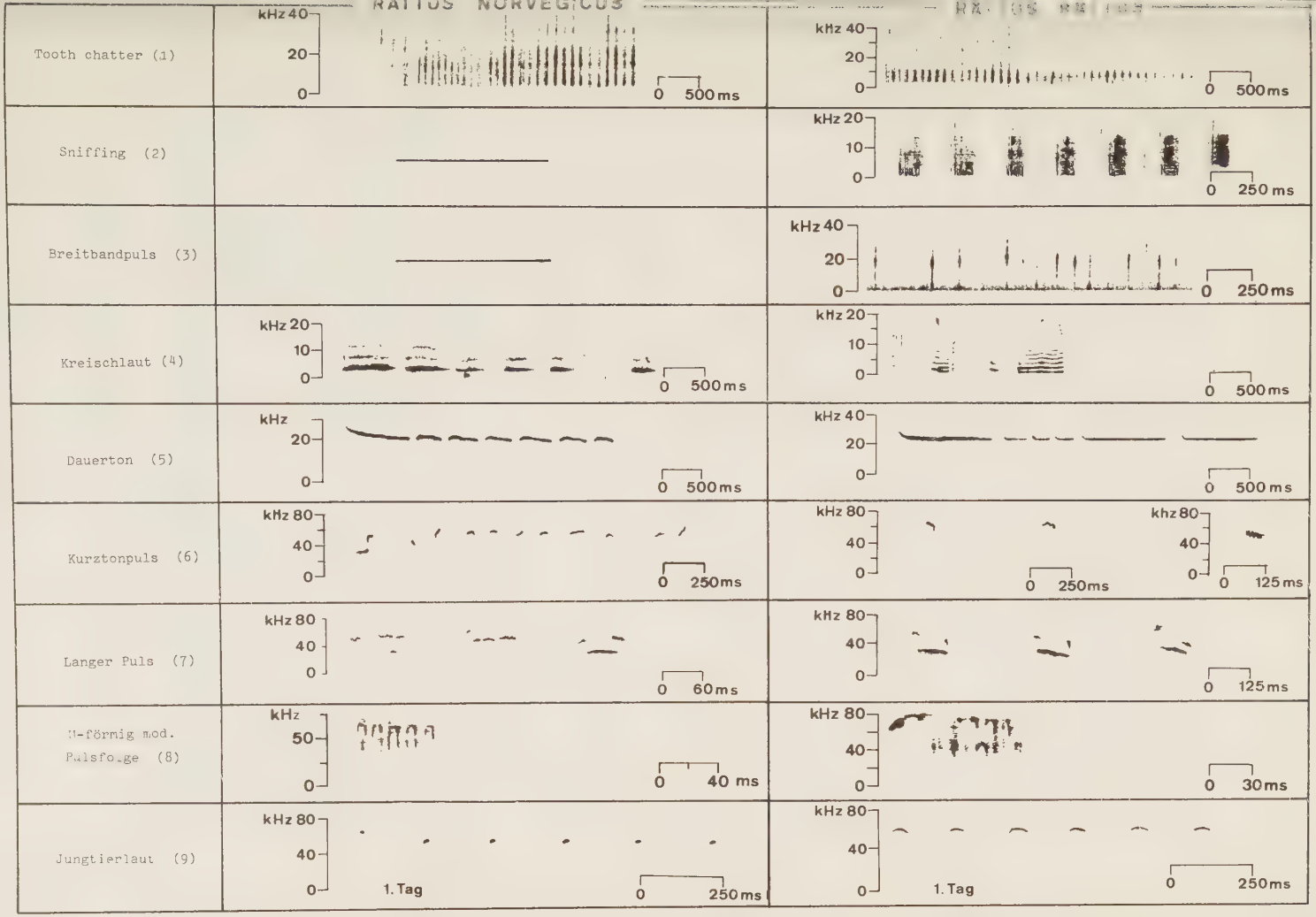
Das Verhaltensrepertoire wurde in 4 Funktionskreise gegliedert, die unabhängig voneinder untersucht wurden:

1. Jungtierverhalten
2. Sexualverhalten
3. Agonistisches Verhalten
4. Orientierungsverhalten

Aus den vorgestellten Ergebnissen wurde ein Lautkatalog erstellt, der das Lautrepertoire beider Arten erfasst (Tab. 12 und Abb. 24.). Es konnten 9 Lauttypen unterschieden und spezifischen Verhaltenssituationen zugeordnet werden. RATTUS NORVEGICUS und RATTUS RATTUS benutzten in ähnlichen Verhaltenssituationen ähnliche Laute.

DAS LAUTREPERTOIRE VON RATTUS NORVEGICUS UND RATTUS RATTUS

LAUTTYP	DAUER/ms	FREQUENZ/kHz	BANDBREITE/kHz	FREQUENZMUSTER	VERHALTEN
Tooth chatter (1)					
RATTUS NORVEGICUS	20 - 30	0 - 20	20		Angriff, Orientierung
RATTUS RATTUS	max. 25	0 - 20	20		Angriff, Orientierung
Sniffing/Sniff-whistle (2)					
RATTUS NORVEGICUS					
RATTUS RATTUS	50 - 100	0 - 20	20		Orientierung
Breitbandpuls (3)					
RATTUS NORVEGICUS					
RATTUS RATTUS	1	0 - 16	16		Orientierung
Kreischlaut (4)					
RATTUS NORVEGICUS	80 - 220	2,5 = 1.Harm.	0 - 0,5	cf, leicht fm	Verteidigung, Schmerz
RATTUS RATTUS	100 - 500	1,3 = 1.Harm.	0 - 0,5	cf, leicht fm	Verteidigung, Schmerz
Dauerton (5)					
RATTUS NORVEGICUS	600 - 1500	22 - 24	max. 5	cf, fm, rasche Anf.-,Endmod.	Verteidigung, Sexualverh.
RATTUS RATTUS	200 - 1700	22 - 29	max. 5	cf, fm, rasche Anf.-,Endmod.	Verteidigung, Sexualverh.
Kurztonpuls (6)					
RATTUS NORVEGICUS	5 - 60 (110)	50 - 80	max. 10	leicht fm	Angriff, Sexualverhalten
RATTUS RATTUS	30 - 70	55 - 64 (73)	max. 10	leicht fm	Angriff, Sexualverhalten
Langer Puls (7)					
RATTUS NORVEGICUS	max. 180	56/ 35/ 48	20	3-Teilung ohne Überlapp	Katatonie, Sexualverh.
RATTUS RATTUS	70 - 150	60/ 30/ 48	30	3-Teilung ohne Überlapp	Katatonie, Sexualverh.
U-förm. mod. Pulsfolge (8)					
RATTUS NORVEGICUS	max. 50	40 - 70	10 - 20	fm in Form eines umgekehrt.U	Sexualverhalten
RATTUS RATTUS	3 - 20	40 - 70	10 - 20	fm in Form eines umgekehrt.U	Sexualverhalten
Jungtierlaut (9)					
RATTUS NORVEGICUS	25 - 150	56 - 36	4 - 10	leicht fm, Frequenzsprünge	von Mutter getrennt
RATTUS RATTUS	100 - 160	58 - 38	5 - 15	leicht fm, Frequenzsprünge	von Mutter getrennt


RATTUS NORVEGICUS
Tooth chatter (1)
Sniffing (2)
Breitbandpuls (3)
Kreischlaut (4)
Dauerton (5)
Kurztonpuls (6)
Langer Puls (7)
U-förmig mod. Pulsfolge (8)
Jungtierlaut (9)
kHz
khz
0
20
40
50
60
80
10
0 500ms
0 250ms
0 125ms
0 60ms
0 40 ms
0 30ms
1.Tag

L I T E R A T U R V E R Z E I C H N I S

ALLIN, J.T. & BANKS, E.M. (1971): Effects of Temperature on ultrasound production by infant albino rats. Devl. Psychobiol. 4, 156.

ALLIN, J.T. & BANKS, E.M. (1972): Functional aspects of ultrasonic production by infant albino rats. Anim. Behav. 20, 175-185.

ANISKO, J.J., SUER, S.F., McCLINTOCK, M.K., ADLER, N.T. (1978): Relation between 22-kHz ultrasonic signals and sociosexual behavior in rats. J. Comp. Physiol. Psychol. 92, 821-829.

BARFIELD, R.J. & GEYER, L.A. (1975): The ultrasonic postejaculatory vocalization and the postejaculatory refractory period of the male rat. J. Comp. Physiol. Psychol. 88 (2), 723-734.

BARNETT, S.A. (1958): An analysis of social behavior in wild rats. Proc. Zool. Soc. London 130, 107-155.

BARNETT, S.A. (1968): Grouping and dispersive behaviour among wild rats. In: S. Garattini & E.B. Sigg (Eds.): Aggressive Behaviour Excerpta Medica, Proc. Intern. Symp. on the Biol. of Aggr. Behav., 2.-4.5.1969, 3-14.

BARNETT, S.A. (1975^2): The rat. A study in behavior. The University of Chicago Press, Chicago and London.

BEACH, F.A. (1976): Sexual attractivity, proceptivity, and receptivity in female mammals. Hormones and Behavior 7, 105-138.

BECKER, W., NAUMANN, H.H., PFALTZ, C.R. (1983): Hals-Nasen-Ohren-Heilkunde, Stuttgart, New York.

BELL, R.A., NITSCHKE, W., BELL, N.J., ZACHMAN, Th.A. (1974): Early experience, ultrasonic vocalizations, and maternal responsiveness in rats. Devl. Psychobiol. 7(3), 235-242.

BELL, R.A., NOBLE, M.E., DAVES, W.F. (1971): Echolocation in the blinded rat. Perc. & Psychophys. 10(2), 112-114.

BELL, R.W. & WALTON, S.J. (1975): Experimental unconfounding of age and maternal responsiveness in rodents: Prenatal cer conditioning to neonatal ultrasounds. Exper. aging res. 1(1), 63-70.

BLAB, NOWAK, TRAUTMANN, SUKOFF (Hg.) (1978^2): Naturschutz aktuell Nr. 1, Rote Liste der Gefährdeten Tiere und Pflanzen in der BRD, Greven.

CHASE, J. (1980): Rat echolocation: Correlations between object detection and click production. In: R.-G. Busnel & J.F. Fish (Eds.): Animal Sonar Systems, Plenum Press New York, 875-877.

CHASE, J. (1983): The evolution of vision and echolocation in mammals. Sonderdruck, persönl. übersandt.

CORRIGAN, J.G. & FLANNELLY, K.J. (1979): Ultrasonic vocalization of defeated male rats. J. comp. Physiol. 93(1), 105-115.

EIBL-EIBESFELD, I. (1952): Ethologische Unterschiede zwischen Hausratte und Wanderratte. Verh. Dtsch. Zool. Ges., Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 169-180.

ELWOOD, R.W. & Keeling, F. (1982): Temporal organization of ultrasonic vocalization in infant mice. Devl. Psychobiol. 15, 221-227.

ELWOOD, R.W. & McCauley, P.J. (1983): Communication in rodents: infants to adults. In: R.W. Elwood (Ed.): Parental behaviour of rodents. John Wiley & Sons Ltd., 127-149.

EWER, R.F. (1971): The biology and behaviour of a free-living population of black rats, RATTUS RATTUS. In: J.M. Cullen & C.G. Beer (Eds.): Animal Behaviour Monographs 4(3), 127-174.

FLANNELLY, K.J. & LORE, R. (1975): Dominance-subordinance in cohabiting pairs of adult rats: Effects on aggressive behavior. Aggr. Behav.1, 331-340.

GRANT, E.C. & MACKINTOSH, J.H. (1963): A comparison of the social postures of some common laboratory rodents. Behaviour 21, 246-259.

JOSEF, J. (1985): Akustische Kommunikation der Wanderratte im Freiland. Staatsexamensarbeit Universität Tübingen.

KALTWASSER, M.-Th. & SCHNITZLER, H.-U. (1981): Echolocation signals confirmed in rats. Z.f.Säugetierkunde 46(6), 394-395.

KELLY, J.B. & MASTERTON, B. (1977): Auditory sensitivity in the albino rat. J. comp. Physiol. 91, 930-936.

KOOLHAAS, J.M., SCHUURMAN, T., WIEPKEMA, P.R. (1980): The organization of intraspecific agonistic behaviour in the rat. Progress in Neurobiol. 15, 247-268.

KOPLAKOV, V.G., BORODIN, P.M., BARYKINA, N.N. (1977): Catatonic behaviour in the Norway rat. Behaviour LXII (1-2), 190-208.

LASHLEY, K.S. (1938): The mechanism of vision. XV Preliminary studies on the rat's capacity for detail vision, Gen Psychol. 18, 123-193.

LEHMAN, M.N. & ADAMS, D.B. (1977): A statistical and motivational analysis of the social behaviors of the male laboratory rat. Behaviour LXI (3-4), 238-275.

LORE, R. & FLANNELLY, K. (1977): Rat societies. Sci. Am. 5, 106-116.

LORE, R., FLANNELLY, K.J., FARINA, P. (1976): Ultrasound produced by rats accompany decreases in intraspecific fighting. Aggr. Behav. 2, 175-181.

LORE, R., NIKOLETSEAS, M., TAKAHASHI, L. (1984): Colony aggression in laboratory rats: A review and some recommendations. Aggr. Behav. 10, 59-71.

McCLINTOCK, M.K. & ADLER, N.T. (1978): The role of the female during copulation in wild and domestic norway rats (RATTUS NORVEGICUS). Behaviour LXVII (1-2), 67-96.

McCLINTOCK, M.K., TONER, J.P., ADLER, N.T., ANISKO, J.J. (1982): Postejaculatory quiescene in female and male rats: Consequences for sperm transport during group mating. J. Comp. Physiol. Psychol. 96(2), 268-277.

McINTOSH, T.K. & BARFIELD, R.J. (1980): The temporal patterning of 40-60 kHz ultrasonic vocalization and copulation in the rat (RATTUS NORVEGICUS). Behav. Neur. Biol. 29, 349-358.

McINTOSH, T.K., BARFIELD, R.J., GEYER, L.A. (1978): Ultrasonic vocalisations facilitate sexual behaviour of female rats. Nature 272, 163-164.

NITSCHKE, W. (1982):Acoustic behavior in the rat. Praeger Publishers New York.

NITSCHKE, W., BELL, R.W., BELL, N., ZACHMAN, T. (1975): The ontogeny of ultrasounds in two strains of RATTUS NORVEGICUS. Exper. aging Res. 1(2), 229-242.

NOIROT, E. (1966): Ultrasounds in young rodents. I. Changes with age in albino mice. Anim. Behav. 14, 459-462.

NOIROT, E. (1968): Ultrasounds in young rodents. II. Changes with age in albino rats. Anim. Behav. 16(1), 129-134.

OKON, E.E. (1970): The effects of environmental temperature on the production of ultrasounds by isolated non-handled albino mouse pups. J. Zool., London 162, 71-83.

OKON, E.E. (1971): Temperature relations of vocalization in infant golden hamsters and Wistar rats. J. Zool., London 164, 227-237.

OKON, E.E. (1972): Factors affecting ultrasound production in infant rodents. J. Zool., London 168, 139-148.

PRICE, E.O. (1977): Genotype versus experience effects on aggression in wild and domestic Norway rats. Behaviour LXIV (3-4), 340-353.

PRICE, E.O. (1980): Sexual behaviour and reproductive competition in male wild and domestic Norway rats. Anim. Behav. 28, 657-667.

RILEY, D.A. & ROSENZWEIG, M.R. (1957): Echolocation in rats. J. Comp. Physiol. Psychol. 50, 323-328.

ROBERTS, L.H. (1972): Correlation of respiration and ultrasound production in rodents and bats. J. Zool., London 168, 439-449.

ROBERTS, L.H. (1975): Evidence for the laryngeal source of ultrasonic and audible cries of rodents. J. Zool., London 175, 243-257.

ROBITAILLE, J.A. & BOVET, J. (1976): Field observations on the social behaviour of the Norway rat, RATTUS NORVEGICUS. Biol. of Behav. 1, 289-308.

ROSENZWEIG, M.R., RILEY, D.A., KRECH, D. (1955): Evidence for echolocation in rats. Science 121, 600.

RÜBSAMEN, R. & SCHULLER, G. (1981): Laryngeal nerve activitv during pulse emission in the CF-FM bat, RHINOLOPHUS FERRUMEQUINUM. J. Comp. Physiol. 143, 323-327.

SALES, G.D. (1972a): Ultrasound and mating behaviour in rodents with some observations on other beahvioural situations. J. Zool., London 168, 149-164.

SALES, G.D (1972b): Ultrasound and aggressive behaviour in rats and other small mammals. Anim. Behav. 20, 88-100.

SALES, G.D. & SMITH, J.C, (1978): Comparative studies of the ultrasonic calls of infant murid rodents. Devl. Psychobiol. 11, 595-619.

SEWELL, G.D. (1967): Ultrasound in adult rodents. Nature 215, 512.

STEINIGER, F. (1950): Beiträge zur Soziologie und sonstigen Biologie der Wanderratte. Z.f. Tierpsychol. 7, 356-379.

STERN, J.M., THOMAS, D.A., RABII, J., BARFIELD, R.J. (1984): Do pup ultrasonic cries provoke prolactin secretion in lactating rats? Horm. and Behav. 18, 86-94.

TELLE, H.-J. (1966): Beitrag zur Kenntnis der Verhaltensweise von Ratten, vergleichend dargestellt bei RATTUS NORVEGICUS und RATTUS RATTUS. Z. f. angew. Zool., 129-196.

TEMBROCK, G. (1978): Verhaltensbiologie, unter besonderer Berücksichtigung der Physiologie des Verhaltens. Fischer, Stuttgart (Wörterbücher der Biologie).

THOMAS, D.A., TALALAS, L., BARFIELD, R.J. (1981): Effect of devocalization of the male on mating behavior in rats. J. Comp. Physiol. Psychol. 95(4), 630-637.

THOMAS, D.A., HOWARD, S.B., BARFIELD, R.J. (1982a):Male-produced ultrasonic vocalizations and mating patterns in female rats. J. Comp. Physiol. Psychol. 96(5), 807-815.

THOMAS, D.A., HOWARD, S.B., BARFIELD, R.J. (1982b):Male-produced postejaculatory 22-kHz vocalizations and the mating behavior of estrous female rats. Behav. Neur. Biol. 36, 403-410.

THOMAS, D.A., TAKAHASHI, L.K., BARFIELD, R.J. (1983): Analysis of ultrasonic vocalization emitted by intruders during aggressive encounters among rats (RATTUS NORVEGICUS). J. Comp. Psychol. 97(3), 201-206.

Ich danke Herrn Prof. Dr. H.-U. Schnitzler für die Betreuung der Arbeit und allen Mitgliedern der Arbeitsgruppe Bioakustik des Lehrstuhls Zoophysiologie der Universität Tübingen für allzeitige Diskussions- und Hilfsbereitschaft.
Ich danke Frau Margret Herbig für ihre tatkräftige Unterstützung bei der Fertigstellung der Arbeit.
Mein besonderer Dank gilt Frau Dr. U. Heilmann und Herrn E. Rudolf.

Die Untersuchungen wurden durch Sachmittel der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Az. Schn. 138/14-15) unterstützt.

L E B E N S - U N D B I L D U N G S G A N G

12.7.1954	Geboren in Rheda-Wiedenbrück Mutter: Margarete Kaltwasser Vater: Alban Kaltwasser, Verwaltungsdirektor
1961 - 1965	Besuch der Volksschule in Rheda-Wiedenbrück
1965 - 1973	Besuch des Gymnasiums in Rheda-Wiedenbrück
17.5.1973	Abitur
1974 - 1980	Studium an der Universität Marburg
3.6.1980	1. Staatsprüfung für das Lehramt an Gymnasien in Russisch und Biologie mit einer Arbeit über: Akustische Kommunikation bei Ratten.
Februar 1981	Beginn der Promotionsarbeit
März 1985	Abschluß der Promotionsarbeit

Meine akademischen Lehrer waren:

Brämer, Freidhof, Freudenstein, Harder, Klafki, Koch, Koecke, Lenski, Nultsch, Pfeil, Remmert, Schnitzler, Seitz, Senger.

Druck: Zeeb-Druck, Tübingen 7 (Hagelloch)